Capítulo 19

ECOLOGÍA DEL PAISAJE Y METAPOBLACIONES

El concepto de ecología del paisaje ha sido establecido en 1939 por el biogeográfo alemán Carl Troll. Desde entonces varios libros y artículos de síntesis han aparecido (Naveh & Lieberman, 1984; Forman & Godron, 1986; Turner, 1987; etc.), y la ecología del paisaje ha vuelto a ser una subdivisión mayor de la ecología.

Al contrario de la ecología tradicional que se interesa principalmente por los ecosistemas instalados en hábitats homogéneos y no modificados por el hombre, la ecología del paisaje y el estudio de las metapoblaciones estudian estructuras de extensiones variables, que son más o menos numerosas y dispersas, y que pueden tener un origen natural o bien ser el resultado de la modificación y la fragmentación por el hombre de los ecosistemas primitivos. La ecología del paisaje estudia el conjunto de hábitats situados en una región, las interacciones que existen entre ellos y sus consecuencias. La ecología de las metapoblaciones estudia los hábitats que son favorables para la instalación de una especie o de un conjunto de especies, y las relaciones que existen entre las subpoblaciones que pueblan dichos hábitats. La fragmentación de los ecosistemas y la reducción de los hábitats que dan como resultado la reducción de la biodiversidad y del tamaño de las poblaciones, modifican la estructura de los ecosistemas (por ejemplo, la composición específica y la abundancia relativa de las distintas especies) y limitan o interrumpen los intercambios entre poblaciones.

1. LA NOCIÓN DE PAISAJE

El paisaje es una superficie heterogénea, constituida por un conjunto de ecosistemas que se repiten (a menudo pero no siempre) aquí y allí bajo formas idénticas y que están en interacción. «*Un paisaje es generalmente un conjunto de ecosistemas relativamente homogéneos tales como campos, prados, bosques, pueblos y ciudades, etc., compuestos por una matriz englobante, manchas y corredores*» (Godron & Forman, 1983). La dimensión de un paisaje es variable. Puede limitarse a algunos pocos kilómetros pero puede ser también mucho mayor. Una cuenca de un río, una región de bosquetes, una llanura cultivada con rodales residuales de bosque son algunos ejemplos de paisajes.

Los paisajes actuales, modificados por el hombre, difieren profundamente de lo que eran antaño. La principal modificación reside en la fragmentación de los grandes ecosistemas tal como las masas forestales, en elementos cada vez más pequeños y cada vez más aislados unos de otros, lo que introduce una heterogeneidad espacial cada vez mayor, con efectos de frontera cada vez más numerosos. Las consecuencias de dichas modificaciones son de gran importancia.

La ecología del paisaje ha empezado a desarrollarse cuando la heterogeneidad de los sistemas ecológicos ha sido reconocida, mientras que antes había sido considerada como una cosa molesta que se tendía a eliminar al máximo a la hora de elegir los biotopos a estudiar. La necesidad de considerar un sistema ecológico de un nivel superior al del ecosistema vuelve a ser evidente cuando se trata de estudiar la biología de organismos como los Anfibios o los insectos con larvas acuáticas que ocupan medios diferentes a lo largo de su vida. La heterogeneidad espacial es también una necesidad para las especies que llevan una vida exclusivamente terrestre. Las larvas de *Melolontha melolontha* se desarrollan en las praderas a costa de las raíces de diversas plantas herbáceas y los adultos se reagrupan en unos puntos bien precisos en los bordes de los bosques donde tienen lugar el

apareamiento y la alimentación. Mientras que las hembras regresan a las praderas los machos se quedan en el bosque. El Lepidóptero *Cnephasia pumicana*, parásito de las Gramíneas, realiza la puesta de sus huevos sobre las ramas de los árboles y las jóvenes orugas se diseminan por los campos cercanos de trigo donde pueden pulular y ser dañinas (Chambon, 1973).

Algunas aves necesitan un medio heterogéneo para establecerse y subsistir. El urogallo de Escocia se esconde y nidifica en los brezos viejos pero encuentra su alimento sobre todo entre los brotes jóvenes del brezo que rebrotan después de un incendio. Para aumentar la abundancia de este ave, muy apreciada para la caza, se debe crear un mosaico de formaciones vegetales quemando zonas de una hectárea donde se desarrollan los jóvenes brezos, estas zonas alternan de manera regular con las zonas no quemadas donde el brezal es más maduro.

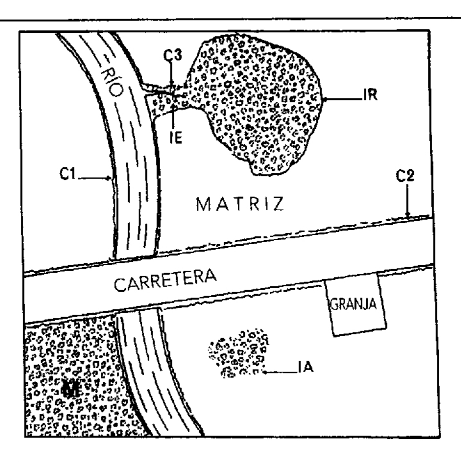


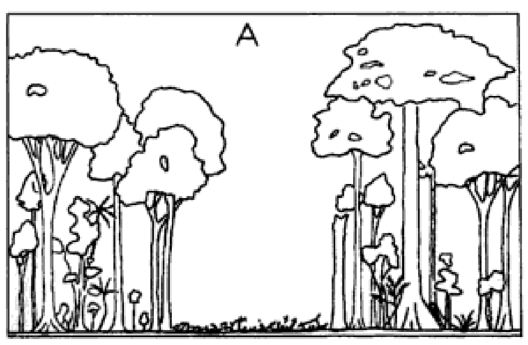
Figura 19.1
Los elementos de un paisaje
Los edificios de la granja están rodeados por una extensión de tierras cultivadas que forman el elemento principal o matriz del paisaje. En la parte inferior izquierda un resto importante del bosque primitivo constituye una segunda matriz M. Dos islas aisladas en la matriz agrícola son formaciones arboladas. La isla IA artificial resulta de una reforestación artificial y la isla IR es un resto del bosque primitivo. Un río está rodeado por vegetación de rivera que constituye un corredor fluvial Cl estrecho y lineal. A lo largo de la carretera que corta en dos la matriz agrícola la vegetación característica forma un corredor lineal C2. Los dos corredores Cl y C2 apenas pueden albergar especies de frontera. La isla residual IR está unida a la vegetación de rivera por un corredor en banda C3 más grande en el que las especies de borde y las de interior pueden establecerse como en la isla residual. Un arroyo pequeño situado en el centro de este corredor delimita una isla IE rica en organismos y en detritos vegetales.

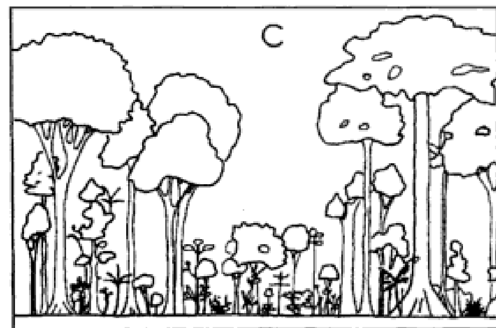
1.1. Los elementos del paisaje

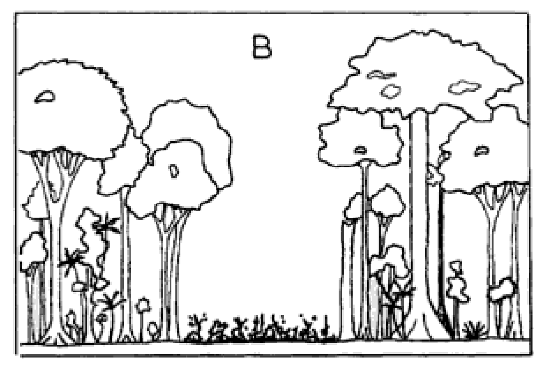
Lo que más caracteriza un paisaje es su heterogeneidad que se revela por una estructura horizontal compleja, y la interacción que resulta de la interdependencia de diversos elementos (figura 19.1). Un paisaje está formado por tres elementos; *la matriz, la isla, mancha o parcela y el corredor* (Forman y Godron, 1986). La matriz que es la parte más extendida del paisaje, es la que le da su fisionomía y que juega el papel dominante. Está constituida por un solo elemento o por elementos ampliamente conectados entre sí. La isla es una superficie del paisaje no lineal que difiere, por su fisionomía, de los elementos de la matriz que la rodean. El corredor es una estructura lineal que difiere de la matriz que le rodea por ambos lados. Une entre sí dos o varias islas. El concepto de conectividad es relativo a la disposición y al número de enlaces (*corredores*) que existen entre las distintas islas de un paisaje inmerso dentro de una matriz. La conectividad es más elevada cuanto los elementos del paisaje están mejor conectados por corredores. Los corredores lineales («*line corridors*»), tales como los setos vivos, son estrechos y habitados por especies de borde. Los corredores en banda («*strip corridors*») son más largos y poseen especies del interior. Los corredores que bordean los cursos de agua («*stream corridors*») son bandas de vegetación que juegan un papel en el control de la erosión y de las inundaciones y que regulan el flujo de los elementos desde el medio terrestre hasta el medio acuático. En un elemento del paisaje las especies de borde son aquellas que se instalan exclusivamente o preferentemente en las cercanías de la periferia del elemento. Las especies del interior se localizan en el centro del elemento, lejos del borde. El efecto de borde que permite separar estas dos categorías de especies se hace sentir a distancias muy variadas pudiendo alcanzar hasta 500 metros. En una isla, la presencia de especies del interior depende de la superficie del centro de la isla; la de aquellas del borde depende de la importancia del perímetro de la isla; y la de las indiferentes depende de la superficie total de la isla.

1.2. El papel de las perturbaciones

Las perturbaciones son eventos separados en el tiempo que modifican una población, un ecosistema o un paisaje y cambian su estructura, su medio físico y su funcionamiento. Frecuentemente, las perturbaciones aumentan la heterogeneidad de los paisajes creando un mosaico de islas más o menos inmerso dentro de una matriz. Los bosques están constituidos por un mosaico de elementos en los cuales los arboles difieren por la edad y el tamaño. Dichos elementos resultan de perturbaciones como el derribo de los árboles provocado por tornados, incendios, ataques de insectos, etc. Esta estructura en mosaico existe tanto en los bosques tropicales (figura 19.2) como en los bosques templados. Se halla en el medio marino, tal como en los herbazales de *Macrocystis* de la costa californiana (figura 19.3) que están formados por zonas cubiertas de algas de gran tamaño alternando con zonas formadas por jóvenes algas mucho más pequeñas (Dayton *et al.*, 1984). Los castores, con su actividad, pueden perturbar profundamente la red hidrográfica de una región y al mismo tiempo modificar la vegetación (Remillard *et al.*, 1990). Al cabo de algunas décadas cuando los castores abandonan sus «embalses» y dejan de mantenerlos, la retención de agua cesa y una vegetación diferente de la vegetación circundante puede instalarse allí. En una región de matorral mediterráneo las zonas protegidas y no







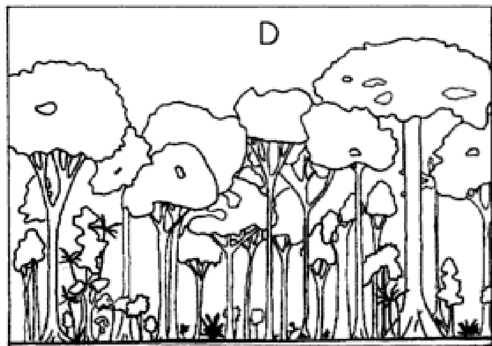


Figura 19.2
Mantenimiento de la heterogeneidad espacial y de una estructura en mosaico en un ecosistema aparentemente homogéneo, el bosque tropical húmedo

A: La caída de los árboles provocada por los tornados o las enfermedades crean claros más o menos extensos.

B: En los claro llega la luz, la temperatura aumenta, la humedad disminuye, lo que permite a las semillas de las especies pioneras heliófilas germinar y formar árboles jóvenes.

C: El claro se va cerrando poco a poco por las coronas de los árboles adyacentes mientras las especies pioneras continúan su crecimiento.

D: Cuando el claro está cerrado la temperatura, la luminosidad y la humedad alcanzan de nuevo sus valores iniciales y las semillas de los árboles del bosque primario germinan y cierran el claro poco a poco. En este proceso intervienen numerosos animales frugívoros (aves y mamíferos) dispersando las semillas (Remmert, 1991). Un ciclo de renovación análogo existe en los bosques templados no modificados por el hombre (*cf.* capítulo 22).

perturbadas tienen una diversidad específica más baja que las zonas que han sufrido perturbaciones moderadas. La diversidad disminuye cuando las perturbaciones son demasiado intensas (figura 19.4).

Las perturbaciones crean nuevos medios que permiten la instalación de especies especializadas. Los árboles derribados y caídos por el viento llevan con ellos una masa de tierra y de raíces que puede elevarse a varios metros por encima del suelo. Los hoyos rellenos de agua que se forman detrás de los montones de tierra son indispensables para la puesta y desarrollo de los renacuajos de Anfibios que dependen de la presencia de árboles caídos. La supresión de las consecuencias de las perturbaciones y el mantenimiento de una estructura uniforme y constante son la causa, en un ecosistema manejado (en particular en los bosques), de la pérdida de una parte considerable de la biodiversidad.

Las perturbaciones que modifican el tamaño de las islas y la conectividad tienen una gran influencia sobre la abundancia de las especies y su movimiento. En las montañas rocosas, los *grizzlys* evitan las zonas situadas a menos de 100 m a un lado y otro de las carreteras sea cual sea la importancia del tráfico. El trazado de las carreteras en la región ha reducido de 8,7% la superficie del hábitat disponible para el *grizzly* (McLellan & Shackleton, 1988). La heterogeneidad espacial de un paisaje puede según los casos acelerar o retardar la propagación de las perturbaciones. En los bosques de coníferas del noroeste de los Estados Unidos la explotación por talas rasas dispuestas en tablero de ajedrez aumenta la sensibilidad a los tornados de bandas de los

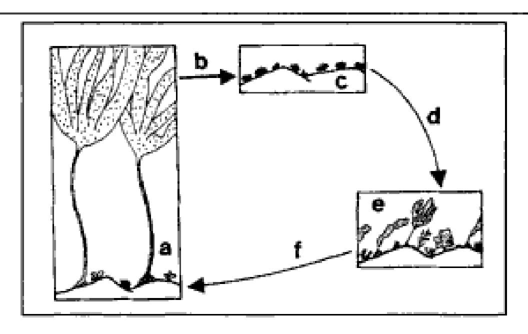


Figura 19.3
Mantenimiento de la heterogeneidad espacial en un «paisaje» submarino formado por el alga *Macrocystis pyrifera* a lo largo de las costas del Sur de California

a: El alga vivaz *Macrocystis* de tamaño grande forma un auténtico «bosque» con un dosel bien desarrollados. **b:** los erizos de mar ramonean las algas; éstas son arrancadas con las tormentas lo que facilita su ataque por los erizos de mar. **c:** no queda nada más que un fondo marino más o menos desnudo con erizos de mar. **d:** Los erizos de mar son eliminados por predadores, enfermedades, y tormentas. **e:** Algunas algas anuales se desarrollan así como jóvenes *Macrocystis.* **f:** La competencia por la luz elimina las pequeñas algas a las que los *Macrocystis* hacen sombra y la pradera de grandes algas se reconstituye.

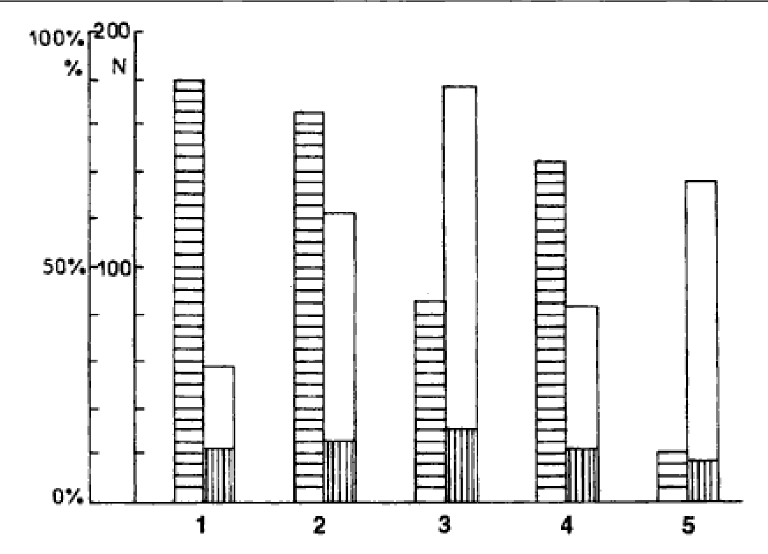
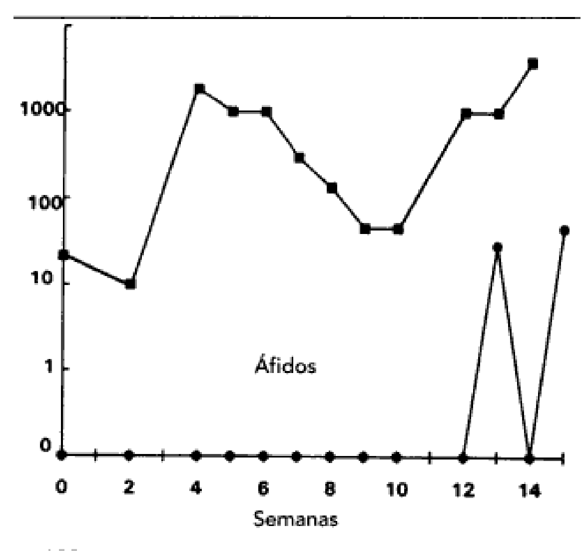


Figura 19.4
Influencia de las perturbaciones en la estructura y la diversidad de un ecosistema mediterráneo en Israel (Naveh, 1982)

La importancia relativa de las especies leñosas (en %) se representa por rayas horizontales, el número de especies leñosas N por rayas verticales y el número de especies herbáceas en blanco. 1: zona de matorral protegido; la vegetación leñosa es dominante y la diversidad específica es baja. 2: zona que ha sufrido perturbaciones ligeras. La vegetación leñosa es todavía dominante pero la diversidad es más elevada. 3: zona que ha adquirido una vegetación herbácea debido a una perturbación más fuerte. La diversidad aumenta. 4: zona rozada moderadamente con vegetación herbácea dominante. 5: zona fuertemente perturbada.

bosques viejos que subsisten. La heterogeneidad crea islas en las que las clases de edad son diferentes, lo que reduce la propagación de los fuegos (Givnish, 1981). En las regiones cultivadas el monocultivo es una forma de homogeneidad que favorece la propagación de los organismos patógenos y la proliferación de las plagas (figura 19.5). La reducción de los ataques por los insectos devastadores asociados a los cultivos (Vandermeer, 1989) puede interpretarse como una consecuencia del aumento de la heterogeneidad espacial. Las plantas adventicias son consideradas como malas hierbas y eliminadas. Sin embargo contribuyen también a diversificar el paisaje y, en la medida en que no sobrepasen un cierto umbral, pueden tener efectos beneficiosos por el mantenimiento de una entomofauna predadora o parásita (Powell, 1986,Missonnier & Ryszkowski, 1986).



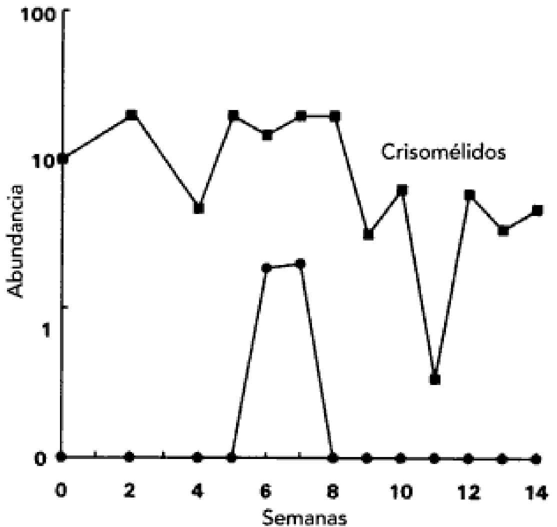


Figura 19.5
Influencia de la heterogeneidad del medio sobre la abundancia de dos grupos de insectos, Áfidos y Crisomélidos que viven sobre la col (Pimentel, 1961). En monocultivo (círculos negros y curva superior) los insectos son más abundantes que en cultivo mixto (curva más baja y cuadrados negros).

1.3. Estructura horizontal y heterogeneidad

En un paisaje natural o poco modificado la estructura horizontal, tal como se puede observar en un mapa o en una fotografía aérea a gran escala (1/10.000), es en general poco contrastada. Las zonas con estructura homogénea son de gran magnitud y los ecotonos (zonas de transición) comunes. En un paisaje modificado los distintos elementos tienen superficies reducidas y la transición de un medio a otro es rápida. Las transiciones entre las islas de bosque y los cultivos adyacentes pueden ser muy fuerte, artificiales, o progresiva con un paso de bosque a cultivo mediado por un ecotono.

Los paisajes agrícolas diversificados, con estructura en mosaico, albergan una biomasa de insectos epigea superior a la que se encuentra en los paisajes agrícolas uniformes donde el monocultivo domina en grandes superficies. De hecho en un paisaje diversificado los insectos encuentran más refugios y pueden dispersarse más fácilmente debido a la poca lejanía de los distintos elementos del paisaje (Ryszkowski *et al.*, 1993). Las especies predadoras y parásitas están particularmente favorecidas por la estructura en mosaico de los paisajes agrícolas (tabla 9.1).

La influencia de la heterogeneidad del paisaje y su «diversidad ecológica» sobre los enemigos de los cultivos se manifiesta principalmente favoreciendo a los enemigos naturales de las plagas. Ciertas mariquitas, grandes consumidoras de áfidos, tienen zonas de alimentación y de estivación-hibernación diferente, éstas últimas situadas en la mayoría de los casos fuera de los cultivos y a distancias que pueden sobrepasar varios kilómetros (Iperti, 1986). Entre las especies francesas, *Semiadalia undecimnotata* alcanza por miles de individuos las cumbres que circundan las llanuras donde se han multiplicado para pasar siete meses de reposo al abrigo en las hendiduras de las rocas o en la base de las plantas. Los bosques albergan *Propylea quatuordecimpunctata* que elige el interior de los macizos y *Coccinella septempunctata* que elige las fronteras. Los Dípteros Sírfidos, también afidófagos, se desplazan decenas de kilómetros y pasan de un valle a otro usando los pasos. La am-

	Paisaje uniforme	Paisaje en mosaico
Dípteros	17,4	25,8
Coleópteros	6,1	9,1
Himenópteros	1,6	2,7
Varios	3,7	5,5
Saprófagos	7,9	11,3
Herbívoros	15,8	22,9
Predadores	6,4	11,2
Parasitoides	1,4	2,3
Total	**31,5**	**47,7**

Tabla 19.1
Biomasa media (en mg/m²/peso seco) de los distintos grupos de insectos en zonas cultivadas de Polonia

Las biomasas son más elevadas en los paisajes en mosaico de los policultivos que en los paisajes uniformes de los monocultivos (Ryszkowski *et al.*, 1993).

plitud de estos desplazamientos y la variedad de ambientes utilizados muestra la importancia de un estudio a escala de paisaje e incluso de la región. Las zonas sin cultivar como los setos vivos o las tierras en barbecho tienen efectos negativos (sirven de refugio a las plagas) pero también efectos positivos (mantenimiento de las especies auxiliares para la agricultura) y éstos últimos son preponderantes (Firedamp & Biliotti, 1953). Las plantas de los setos vivos albergan Áfidos que les son específicos (y no peligrosos para los cultivos vecinos) pero también todo un cortejo de afidófagos polífagos que afectan a las plantas cultivadas. La presencia en un seto vivo del avellano y del sauco parece especialmente interesante dada la gran diversidad de enemigos de los áfidos que se mantienen en estos arbustos.

1.4. Interacciones y solidaridad entre ecosistemas

Los intercambios permanentes entre los distintos ecosistemas de un paisaje hacen que la modificación de un biotopo pueda repercutir en ambientes vecinos. Esto es lo que llamamos «la solidaridad ecológica de los biotopos». Este fenómeno debe tomarse en cuenta para la conservación de las zonas protegidas que pueden modificarse por las intervenciones hechas bastante lejos de sus límites (figura 19.6). Las interacciones pueden hacerse mediante intercambios de materia y de energía. La dinámica de los elementos minerales se ve fuertemente influenciada por la estructura en mosaico del paisaje. El bosque conserva sus reservas en nitrógeno mientras que éstas son dilapidadas cuando el hombre destruye el bosque (Vitousek, 1983). Una cuenca de drenaje ocupada por campos de maíz, un bosque y un río ha sido estudiada en Maryland bajo tres aspectos: el balance hídrico, de elementos minerales y la productividad primaria. Los maizales pierden una parte no despreciable del nitrógeno y el fósforo que reciben. A la inversa, el bosque de rivera pierde sólo el 10 % de su nitrógeno y el 20 % de su fósforo (figura 19.7). Las pérdidas de los cultivos se hacen sobre todo por las aguas subterráneas en el caso del nitrógeno y por las aguas de superficie en el caso del fósforo. Si la cuenca de drenaje estudiada es privada del bosque perdería dos veces más nitróge-

Figura 19.6
Dos ejemplos de solidaridad ecológica entre biotopos, elegidos en el Norte de la isla de Francia

1: Césped (P) sobre caliza (Ca) situado entre un bosque (F) y un cultivo (C) sobre arena (Sc).
2: Después del abandono del cultivo aparece un bosque secundario (FS) y aun cuando el césped persiste (P) sus especies heliófilas desaparecen.
3: Estado de la turbera de Cessières en Aisne en 1963. Esta turbera oligotrofa (TO) tiene su actividad y su desarrollo condicionado por la presencia aguas arriba de un brezal sobre un podzol (LO) establecido sobre arenas thanetienses (St).
4: Hacia 1975 la invasión del brezal por pinos (PS) dispersados a partir de una plantación vecina entraña la bajada del nivel freático (N), lo que disminuye el suministro de agua y la actividad de la turbera. Esta es a su vez invadida por los pinos. El corte de los pinos en el brezal es necesario para la restauración del estado inicial de la turbera que es muy rica en especies vegetales raras, amenazadas de desaparición (Bournérias, 1984).

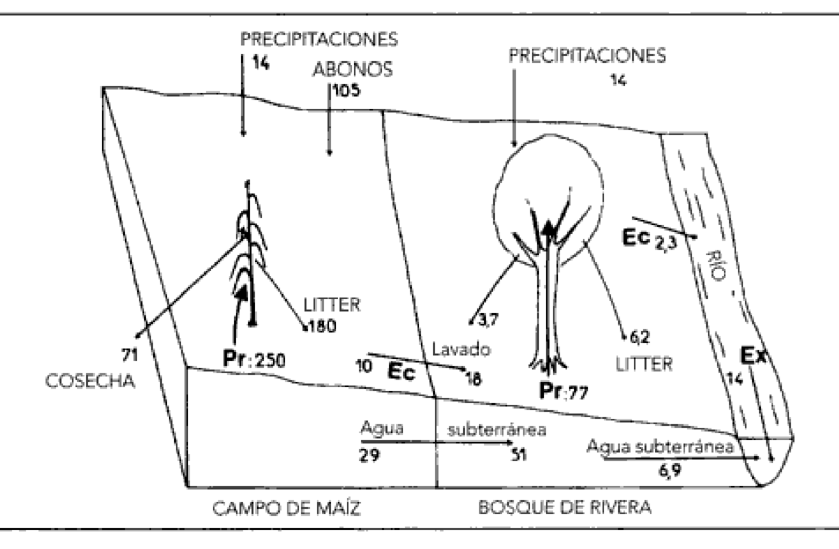


Figura 19.7
Representación esquemática de una cuenca de drenaje en Maryland y de sus tres elementos constitutivos: los campos de maíz, el bosque de rivera y el río

Los distintos elementos del balance de nitrógeno se indican en kg/ha. **Pr:** captación del suelo por el maizal y el bosque; **Ec:** escorrentía superficial; **Ex:** exportación por el río (Peterjohn & Connell, 1989).

no exportado por el río (Peterjohn & Connell, 1984). La erosión y el transporte de elementos sólidos también se ven frenados en un paisaje provisto de zonas arboladas (figura 19.8).

1.5. Las fronteras

El paso de una comunidad a otra se hace más o menos bruscamente. La zona de transición se llama *frontera* o *ecotono*. El término ecotono se aplica sobre todo a zonas de transición de anchura reducida (10 a 100 m como máximo) tales como las que existen entre el bosque y los cultivos circundantes (fronteras forestales), como las zonas pantanosas situadas entre una laguna y las formaciones terrestres vecinas, o como la banda de playa comprendida entre el continente y el mar. Pero también se utiliza para los sistemas de transición entre los ecosistemas a una escala más grande como aquéllos que separan el bosque de Coníferas de Canadá y la Pradera norteamericana y que se extiende sobre varias decenas de kilómetros.

Los ecotonos son a menudo (pero no siempre) más ricos en especies y en individuos que los ambientes que ellos separan y contienen especies que les son particulares: *especies de frontera*. El efecto de frontera se ha puesto de manifiesto en las aves forestales (Ferry & Frochot, 1974). En los bosques de robles de Borgoña existen parcelas ocupadas por un viejo fustal de 200 años de edad, parcelas ocupadas por un fustal joven y parcelas de regeneración que constituyen un ecotono entre el fustal viejo y el fustal joven. El fustal viejo al-

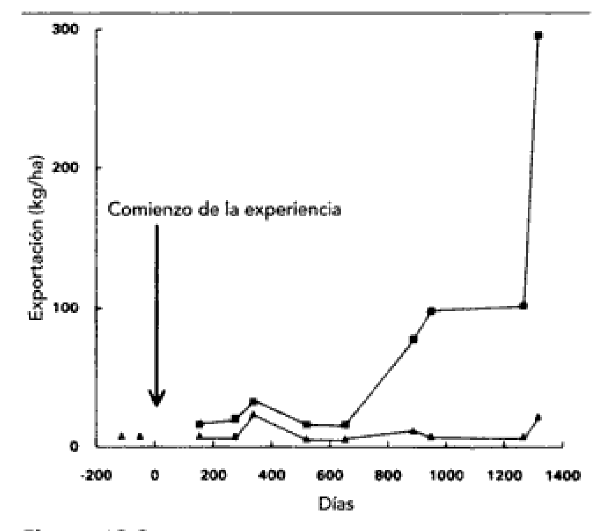


Figura 19.8
Erosión en la cuenca de drenaje de Hubbard Brook en los Estados Unidos antes (círculos blancos) y después (círculos negros) de la deforestación

La cantidad de materias sólidas llevadas por el río es comparable con la que es llevada en una zona no deforestada durante los primeros dos años. Después esta cantidad de materia exportada por la erosión aumenta de una manera exponencial (Borman *et al.*, 1974).

berga 26 especies de aves nidificadoras, el fustal joven 21 especies y la zona de regeneración 39 especies. Entre éstas últimas la oropéndola, la paloma gris y la bisbita de los árboles son aves que raramente están en otra parte y que podemos considerar como especies de frontera. En Bélgica, los Ácaros Oribates del suelo de dos poblaciones forestales vecinas (un hayedo y un bosquete de pino) así como los de la zona de transición han sido

muestreados durante un ciclo anual (Lebrun, 1988). Según la regla general el ecotono tiene una fauna más rica en especies, más abundante y con un número elevado de especies asociadas. Los datos principales son los siguientes:

	Hayedo	Pinar	Ecotono
Número de especies	30	42	52
Índice de diversidad H'	3,07	3,75	4,27
Abundancia por m^2	120.000	100.000	160.000
Número de especies asociadas en cada medio	3	2	9

Un efecto de frontera existe entre los Coleópteros Carábidos que habitan el bosque y los cultivos adyacentes (figura 19.9). La influencia del efecto de borde se ha descrito para las poblaciones de arañas en el sur de Finlandia. Las poblaciones de dentro de masas viejas todavía en estado de bosque primario, del borde de estas masas y de los bosques circundantes tratados como monocultivo uniforme son diferentes (tabla 19.2). Los *Linyphiidae* dominan dentro de los bosques viejos; los *Lycosidae* y los *Gnaphosiidae* en los bosques manejados. El número teórico de especies (obtenido por el método de rarefacción) para los inventarios que contienen números de arañas idénticos es mayor en los bosques manejados que en los dos otros ambientes. La estructura en comunidades es también variable, las especies de tamaño pequeño que capturan sus presas con la ayuda de una tela viven en el interior del bosque viejo y las especies de tamaño grande ocupan el borde y sobre todo los bosques manejados. En resumen el número de especies aumenta con la superficie de las islas de bosques viejos. La influencia de los bordes es clara en el caso de las poblaciones de araña. Gracias a su microclima más soleado estos bordes sirven de lugares de penetración en el centro de los viejos bosques para las especies de los medios más abiertos (Pajunen *et al.*, 1995).

Figura 19.9
Efecto de borde en los Coleópteros Carábidos de una localidad cercana a París

El borde de 4 m de ancho, situado entre el bosque y los cultivos, está formado por una vegetación de hierba alta y de arbustos. α: índice de diversidad; m: tamaño medio de los insectos (las especies de bosque son más grandes que las de los cultivos); N: número de insectos recolectados; n: número de insectos por trampa (el borde es la zona más rica en insectos); S: número de especies; Sr: número teórico de especies, es decir, número de especies que estarían presentes si todos los inventarios contuvieran el mismo número de insectos, 283 ejemplares (el borde es la zona más rica en especies); B: importancia relativa de las dos especies más abundantes. Barras horizontales: especies de los cultivos; barras verticales: especies del bosque; barra negras: especies presentes sólo en el borde (Dajoz, 1992).

	Interior		Borde		Bosque manejado	
	N	%	N	%	N	%
Gnaphosidae	3	1,3	3	3,3	5	7,4
Linyphiidae						
Linyphiinae	21	68,7	21	55,3	24	39,3
Erigoniinae	22	13,3	25	12,3	27	8,9
Lycosidae	6	10,7	9	24,9	11	39,7
Conjunto de Arácnidos	70	–	73	–	85	–

Tabla 19.2
Número de especies N y porcentaje del número de individuos para 3 familias y 2 subfamilias así como para el conjunto de arácnidos en el interior de un bosque primario, en el borde y en un bosque manejado (Pajunen *et al.*, 1985)

Una manifestación del efecto de borde ha sido descrita en el estudio de varios fragmentos de formaciones de brezales con superficies variables en Inglaterra. Si estudiamos solamente las especies características del brezal como las arañas, su diversidad aumenta con la superficie. Si estudiamos la totalidad de las especies de un grupo sistemático como los Coleópteros, la diversidad disminuye con la superficie, porque los fragmentos de pequeña superficie son invadidos por unas especies de borde y una especie del hábitat que le rodea (figura 9.10). La importancia de este efecto de borde depende de la vegetación circundante; la mayor riqueza se encuentra en los brezales rodeados por zonas boscosas. Dichas interacciones entre las islas de brezales y el medio que les rodea muestran que no podemos asimilarlos completamente a «islas continentales» (Webb & Hopkins, 1984; Webb *et al.*, 1984).

La frontera que separa una zona arbolada y las formaciones herbáceas circundantes representa un ecotono con estructura compleja y rica en especies. Cuando la frontera está muy desarrolla comprende dos partes: el manto formado por arbustos y árboles más pequeños que los del bosque, y la orilla dominada por una vegetación herbácea esencialmente vivaz (figura 19.11). A menudo las fronteras del bosque se encuentran en recesión y el bosque aparece «como una loncha» entre los márgenes por la deforestación. Esto viene acompañado por la desaparición de la flora y de la fauna fronteriza (Bournérias, 1979).

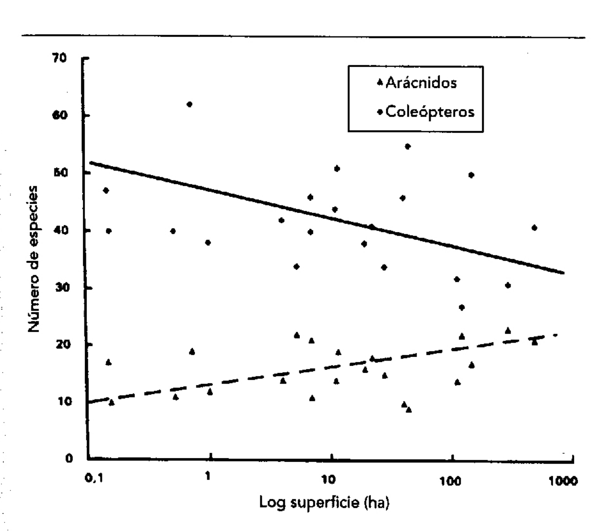


Figura 19.10
Riqueza específica en función de la superficie en las landas de Inglaterra

El número de especies de arácnidos característicos de la landa aumenta con la superficie mientras que el número total de especies de Coleópteros disminuye pues los fragmentos de baja superficie están invadidos por especies de frontera.

1.6. Un ecotono particular: la zona riparia

El término zona riparia designa la región de transición y de interacciones entre el medio terrestre y el medio acuático. Esta zona se caracteriza por una flora y una fauna cuya composición está fuertemente determinada por la intensidad luminosa, el contenido en agua y la granulometría del suelo. Los insectos característicos de esta zona son especies muchas de las cuales son aladas y que tienen la particularidad de resistir largo tiempo la inmersión, lo que es una adaptación a la supervivencia en un medio frecuentemente inundado (figura 19.12).

Las zonas de transición entre el medio terrestre y los ecosistemas acuáticos poseen un «poder tampón», es decir, tienen la capacidad de absorber y almacenar elementos

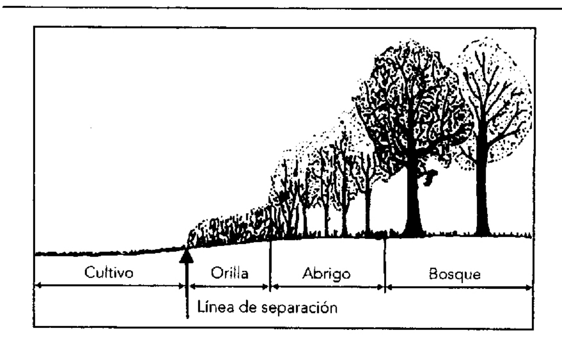


Figura 19.11
Esquema de una frontera forestal con sus dos elementos, el manto y la orilla

Si la zona situada a la izquierda del dibujo está cultivada existe una línea de separación neta con la orilla. Si se trata de un césped calcáreo no cultivado y que conserva la vegetación espontánea la transición es progresiva. En la región de París esta estructura de frontera forestal se encuentra sobre todo en bosques instalados en suelos calcáreos. Las especies del manto más característica son arbustos y matas como *Prunus mahaleb, Berberis vulgaris, Cornus mas, Ligustrum vulgare, Juniperus vulgaris, Rosa tomentosa, Viburnum lantana, Colutea arborescens.* Las especies de orilla son plantas herbáceas como *Geranium sanguineum, Vincetoxicum officinale, Melampyrum cristatum, Lithospermum purpureo-coeruleum, Silene nutans, Filipendula hexapeta, Veronica teucrium.*

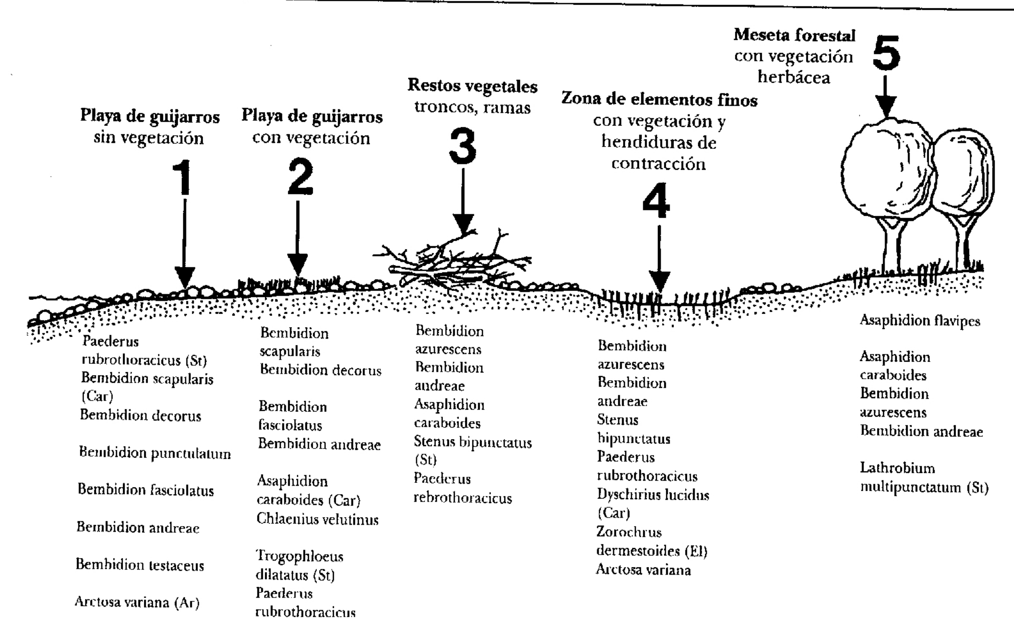


Figura 19.12
Transecto en una zona riparia comprendida entre el río a la izquierda y un llano del bosque a la derecha
Ejemplo tomado de las orillas del Ouvèze (Vaucluse). Cinco regiones (1 a 5) pueden distinguirse según la naturaleza fisicoquímica del substrato, la vegetación y la fauna. Este medio puede ser considerado como un ecosistema propiamente pero también como un ecotono caracterizado por una fauna rica en especies originales de las que las principales se enumeran sobre el esquema. Estas son Arácnidos (Ar) y Coleópteros de la familia de los Carábidos (Car) (sobre todo del género *Bembidion*), de la familia de los Estafilínidos (St) (sobre todo del género *Paederus*) y de la familia de los Elatéridos (El). Los emplazamientos de las especies en los distintos ambientes no son invariables. Los Artrópodos del borde del agua se refugian en el bosque cuando el nivel del agua sube en invierno. Los intercambios tienen lugar con el medio acuático por medio de las zonas profundas donde viven las larvas y penetran las especies acuáticas. Estas relaciones con el río se ponen de manifiesto por la reducción del número de especies (de *Bembidion* principalmente) que evoluciona paralela a la intensidad de la polución del río. Muchas especies de la fauna de rivera son aladas y muestran una gran resistencia a la inmersión y a la asfixia lo que es una adaptación a la vida en un medio frecuentemente perturbado por inundaciones imprevisibles (Bigot & Gautier, 1982).

transportados por las aguas como los abonos o pesticidas venidos de tierras agrícolas y frenan así la eutrofización y la polución de los ríos. Los bosques de rivera juegan un papel particularmente importante (Hillbricht & Pieczynska, 1993). Dichos bosques actuan reteniendo una parte del nitrógeno y del fósforo transportados por la escorrentía desde los cultivos hasta los cursos de agua. Una banda de vegetación de ribera de 16 metros de largo retiene el 50% del nitrógeno y el 95% de fósforo (Vought *et al.*, 1994). La creación de corredores vegetales a lo largo de los ríos es uno de los medios que permiten restaurar la calidad de las aguas superficiales. Además de la retención de los elementos como el nitrógeno y el fósforo, las bandas de vegetación de ribera sombrean el agua, reducen la temperatura del agua durante los días calurosos, estabilizan las orillas, reducen los riesgos de erosión y ofrecen un hábitat a muchas especies vegetales y animales. Los ríos que atraviesan los bosques de coníferas del noroeste de los Estados Unidos están rodeados por una vegetación riparia (figura 19.19) que controla la temperatura y la luminosidad del agua, aumenta la estabilidad de las orillas y proporcionan cantidades importantes de detritos vegetales (madera muerta y hojas muertas) que reducen la velocidad de la corriente, frenan las crecidas, y crean zonas de calma favorables a la instalación de muchas especies animales. La materia orgánica muerta que pasa del medio terrestre al medio acuático es explotada por una fauna acuática abundante y rica en especies (Anderson & Sedell, 1979; Franklin *et al.*, 1981; Swanson *et al.*, 1982).

1.7. Estructura de las fronteras y conservación de las especies forestales

La fauna sólo se mantiene si la estructura de las fronteras asegura un microclima favorable y la presencia de las especies vegetales a expensas de las cuales viven las especies fitófagas. Para conservar (y eventualmente aumentar) la biodiversidad de las islas forestales y en particular la diversidad de invertebrados como mariposas, es necesario un planeamiento. Las mariposas frecuentan ambientes abiertos como los caminos del bosque donde encuentran las plantas nutritivas y la luz que es necesaria para su reproducción (figura 19.13). Otros insectos tienen el mismo comportamiento y buscan las zonas abiertas dentro de los bosques donde encuentran el microclima térmico y luminoso favorable. La riqueza específica y la abundancia de muchos grupos de insectos (como los Coleópteros Crisomélidos y Curculiónidos así como los Heterópteros) disminuye cuando la cubierta y la sombra creada por los árboles aumenta (Greatorex-Davies *et al.*, 1994). Esto muestra el interés de una planificación racional de las fronteras de los bosques y de los caminos forestales (figura 19.14).

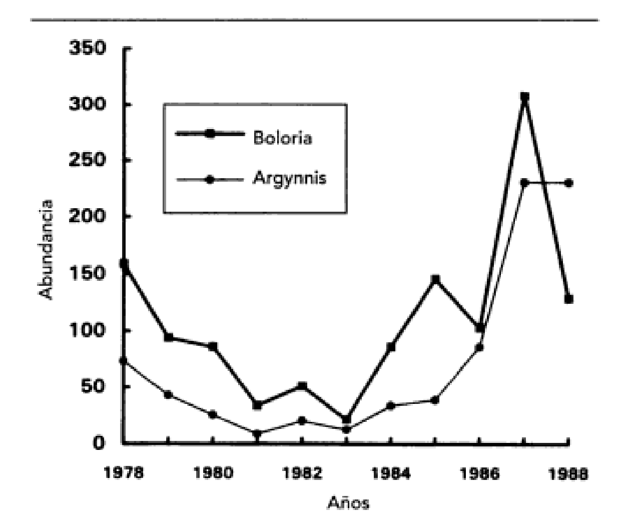


Figura 19.13
Influencia de la vegetación en las poblaciones de insectos

Abundancia anual media de dos Lepidópteros, *Boloria euphrosyne y Argynnis adippe.* La planificación de un camino a lo largo de un transecto con apertura del tallar en 1984 ha mejorado el medio y permitido el aumento de efectivos de mariposas.

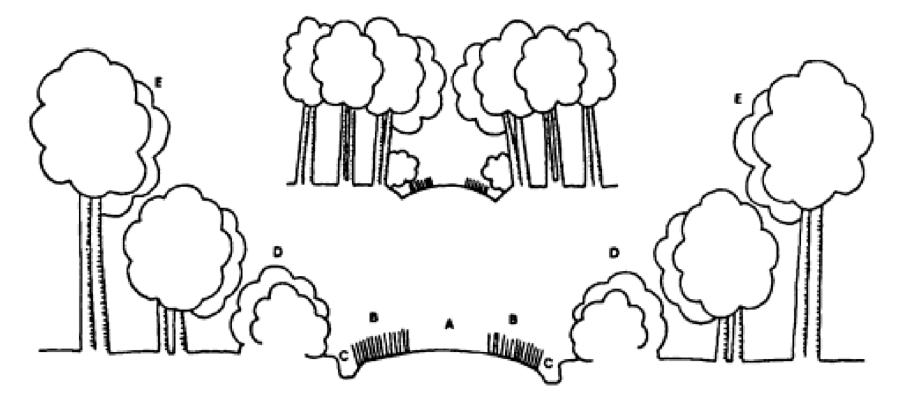


Figura 19.14
Mantenimiento de la diversidad espacial para permitir la supervivencia de las especies (Lepidópteros en particular) por el manejo de fronteras forestales a ambos lados de un camino en la reserva de Monks Wood en Inglaterra

Arriba, antes del manejo, los árboles de gran tamaño, demasiado cerca del camino, forman un oscuro arco, los arbustos demasiado sombríos bordean el camino. **Abajo,** después del manejo, el camino se aclara; una zona abierta y soleada (A) permite el vuelo de mariposas y otros insectos forestales heliófilos; las plantas herbáceas (cardos, hipéricos, *Dipsacus*) sirven de alimento a estos insectos (B). Los canales de desagüe (C) se mantienen. Las hierbas altas se siegan de forma alterna en cada lado. Cortes selectivos periódicos permiten conservar en cada lado los arbustos bajos (D). Los árboles del fustal (E) son mantenidos lejos del camino para crear un borde fronterizo con una pendiente regular de vegetación.

2. LOS CORREDORES

Existen tres tipos de corredores: lineales, en banda y fluviales (figura 19.15). Los corredores lineales, estrechos, no permiten la dispersión de las especies del interior de los ecosistemas sino sólo la dispersión de las especies de frontera. Un camino, un seto vivo, un borde de carretera son corredores lineales. Los corredores en banda, más largos, permiten el mantenimiento de la fauna del interior de los ecosistemas. Los corredores fluviales son bosques de rivera formados por árboles diversos. Cuando tienen una estructura apropiada estos corredores permiten la dispersión de las especies de una isla a otra. Una península puede ser considerada como un corredor grande en que diversos taxa se dispersan más o menos lejos. La riqueza específica de los diversos grupos sistemáticos disminuye generalmente cuando nos aproximamos al extremo de la península (figura 19.16). Este fenómeno es conocido bajo el nombre de ***efecto de península.***

Las especies de mamíferos que son presas potenciales para los predadores reducen su vulnerabilidad en los corredores y se desplazan rápidamente. Las especies que no están amenazadas por los predadores se dispersan hasta que encuentran un hábitat favorable. Muchos Mamíferos se dispersan a una distancia inferior a 5 veces la dimensión mayor de su dominio vital. El ancho que debe tener un corredor es función de su longitud. Los pumas (*Felis concolor*) se han visto dispersarse en corredores de 0,5 a 1 km de ancho, pero sólo de 6 km de largo, distancia muy inferior al largo medio de su territorio que es de 12 km. El ancho necesario de los corredores más largos para esta especie se ha estimado en 5 km. Para varios grandes mamíferos de América, el ancho mínimo de los corredores es de 12 a 22 km para los lobos, de 2 km para los osos negros, de 2,5 km para el lince y de 0,6 km para el cérvido *Odoicoileus virginianus.* En el caso de la mangosta africana *Helogale parvula* el ancho mínimo del corredor es de 0,6 km. La utilidad de los corredores para los animales está muy modificada por las actividades humanas. La caza, la presencia de animales domésticos, la simple presencia del hombre pueden hacer los corredores inutilizables. En Alaska, los corredores pierden la mitad de su eficacia para el desplazamiento de los osos pardos cuando se encuentran a menos de 1,6 km de una carretera o de una comunidad de más de 10 personas (Harrison, 1992).

2.1. Setos vivos, corredores de un tipo particular

Los setos vivos son los elementos prominentes del paisaje de las regiones de bosquetes que se encuentran en una gran parte de Europa Occidental: en Francia sobre todo en el Oeste, en Inglaterra, en Bélgica y en los Países Bajos, en Alemania y hasta en el Norte de España. Son o bien estructuras creadas por el hombre que

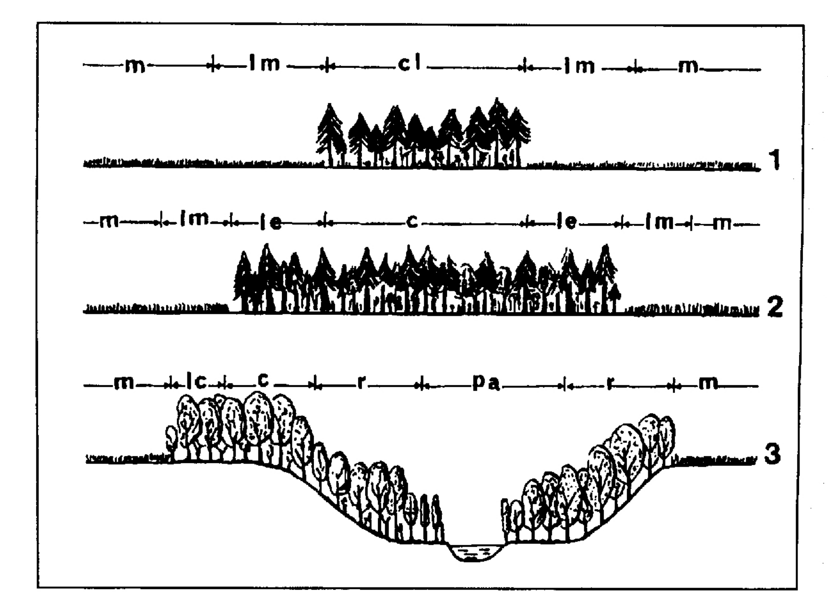
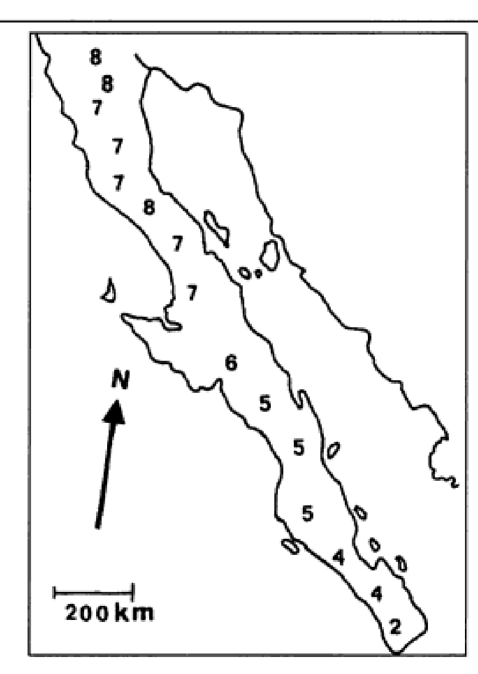


Figura 19.15
Los tres tipos de corredores
1: Corredor lineal *(line corridor)* según el ejemplo de una zona arbolada rodeada por una matriz de formaciones herbáceas abiertas. **cl:** Corredor; **lm:** Frontera de la matriz; **m:** Interior de la matriz. **2:** Corredor en banda *(strip corridor).* Este corredor más grande comprende una zona central **c** con especies del interior del bosque y dos zonas de orilla **le**. La matriz comprende las zonas **lm** y **m** como en el caso anterior. **3:** Corredor fluvial *(stream corridor)* con bosque de rivera. La llanura aluvial está rodeada por orillas en pendiente **r.** El conjunto de la llanura aluvial y las orillas arboladas aseguran el control de la erosión, las inundaciones, y la llegada de contaminantes (abonos por ejemplo) en el río. La parte del corredor situada a la izquierda comprende una parte interior **c** que permite los desplazamientos de especies del interior del bosque y una parte externa que forma la frontera **lc.** La matriz está en **m** (Forman, 1983).



Grupos de Vertebrados	Número de especies	
	Extremo N	Extremo S
Mamíferos, salvo Quirópteros	33	26
Quirópteros	16	19
Aves	107	95
Lagartijas originarias del N	4	8
Lagartijas originarias del S	12	8
Serpientes originarias del N	15	11
Serpientes originarias del S	1	8

N.B.: para las lagartijas, leer sur en lugar de norte y norte en lugar de sur.

Figura 19.16
El efecto península en la Baja California
Esta península es un corredor de más de 2.000 km de largo en el que se dispersan Vertebrados venidos del Norte. Las cifras sobre el mapa indican el número de especies de Roedores Heterómidos. La reducción del número de especies del Norte hacia el Sur no afecta a los Quirópteros y poco a las aves pequeñas que tienen medios de dispersión eficaces. Las serpientes y los lagartos originarios del Sur son más numerosos en la extremidad de la península.

pueden ser muy antiguas (uno encuentra trazas en los mapas de la Edad Media) o bien restos de la matriz del bosque original. Algunos setos vivos son simples taludes de tierra en los que se mezclan las piedras sobrantes de los campos vecinos. Otros tienen una estructura más compleja, siendo característicos los bosquetes Bretones (figura 19.17). De un lado a otro de un talud que sobrepase de 1 m de altura y 2 m de anchura se encuentra un canal. Los taludes soportan vegetación variada. Algunos árboles a los que se deja crecer libremente alcanzan una altura importante. Otros árboles llamados de desmoche, se talan regularmente. Toman una forma característica en bola cuando son desmochados a 2 ó 3 m. Los arbustos y las matas más pequeñas se mezclan con estos árboles así como las plantas herbáceas. Los árboles más frecuentes son el roble, el olmo, el carpe, el fresno; los arbustos son el majuelo, el endrino, el sauce, las escobas y los brezos. Cuando el seto vivo se mantiene a mano presenta a cada lado una zona de transición llamada orilla que es rica en plantas herbáceas. Este tipo de seto vivo complejo puede asimilarse a una doble frontera forestal ya que tiene su estructura y a menudo su vegetación (Ellenberg, 1978).

En los países con bosquetes los setos vivos tienen papeles muy diversos:

a) Los setos vivos actúan sobre el clima local reduciendo la velocidad del viento y por consiguiente la evapotranspiración. Permiten también un aumento de la producción agrícola. En un cultivo testigo de trigo el rendimiento es 68,3 quintales por hectárea y la cantidad de agua consumida es igual a 413 mm. En un cultivo protegido el rendimiento es de 78,7 quintales y la cantidad de agua consumida de 373 mm.

b) Los setos vivos reducen la escorrentía favoreciendo la infiltración del agua de lluvia y reducen la erosión (Burel *et al.*, 1993). El desbroce de los taludes en regiones de bosquetes con suelo impermeable del oeste de Francia es, en parte, responsable de inundaciones catastróficas. Una planificación racional de las zonas donde los setos vivos han dado prueba de su utilidad consiste en destruir los excesivos e instalar parcelas de una superficie máxima de 3 a 5 ha, bien adaptadas a los métodos culturales mecanizados actuales.

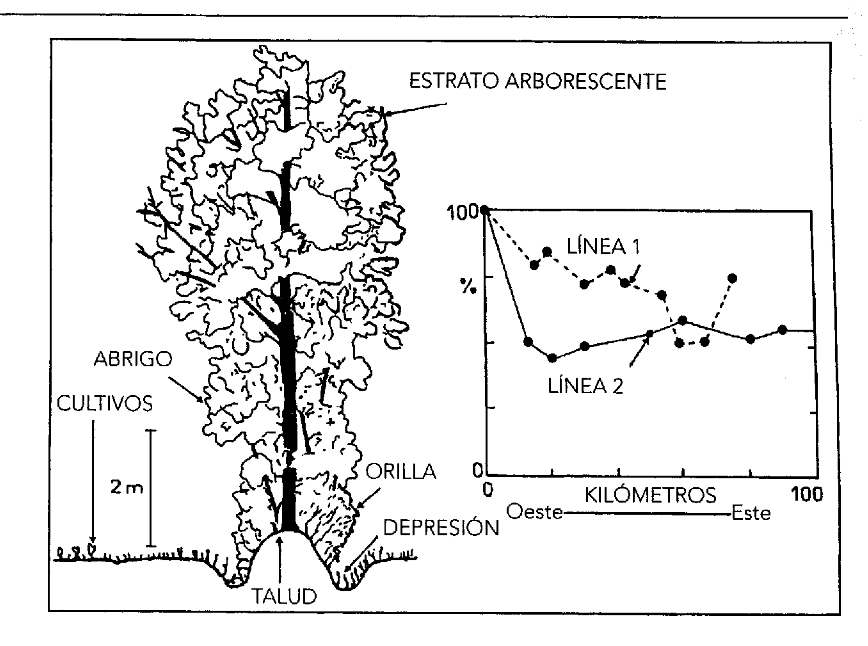


Figura 19.17
Estructura y papel de los setos vivos

A la izquierda, diagrama de un seto vivo natural sobre un talud, típico de los bosquetes bretones. Un estrato arborescente (formado a menudo por robles) está acompañado de rebrotes de tocones y de arbustos que forman un estrato arbustivo (cobertera). Este último está limitado por fuera por las grandes hierbas del estrato herbáceo (orilla). **A la derecha,** papel de los setos vivos cortavientos en Dinamarca: ralentizado de los vientos del oeste en la península de Jutlandia. La línea 1 corresponde a una región donde hay pocos cortavientos. La línea 2 corresponde a una región donde existe una red regular de setos vivos. En este último caso la velocidad del viento es netamente retardada incluso a más de 20 km, en el mar, más allá de las tierras.

c) Los setos vivos sirven de refugio invernal a muchas especies (Coccinélidos, Sírfidos, abejorros, Himenópteros parásitos, etc.) que allí encuentran condiciones microclimáticas favorables. Muchas especies (ratones de campo, abejorros, serpientes) explotan los campos a partir de los setos vivos donde ellas se establecen y se reproducen. Los setos vivos constituyen los «lugares de refugio» en que la diversidad contrasta con la pobreza del medio circundante. Su riqueza es función de la complejidad de su estructura. El número de especies de roedores en los bosquetes es más elevado que en las áreas abiertas de monocultivo pero los incrementos de población o proliferaciones (en particular de las ratas de agua) no ocurren allí, mientras que sí ocurren en las praderas y campos de cereales de regiones como Vendée donde los bosquetes han desaparecido. Los pequeños insectívoros como las musarañas que consumen muchos insectos dañinos son más abundantes en los bosquetes. Se estima que los Vertebrados predadores de los bosquetes consumen todos los años aproximadamente 1.000 roedores por hectárea; sin embargo la densidad de las dos especies más comunes son de 800 individuos por hectárea. Esto muestra el papel estabilizador de los predadores que pueden mantener los setos vivos. Los setos vivos de Bretaña albergan una cincuentena de especies de aves, 15 especies de reptiles y varios centenares de especies de insectos. Una zona del bosquete bretón contiene 40 especies de aves con una densidad de 99 parejas por hectárea mientras que una zona de la misma superficie después del desbroce de los setos vivos y taludes no contiene más que 23 especies de aves con una densidad de 35,3 parejas por hectárea. Algunas de estas aves como la lechuza son útiles por su gran consumo de pequeños roedores. La orilla que limita los setos vivos ofrece asilo a la perdiz roja que anida allí a la sombra entre las Gramíneas y los espinos. Son necesarios 2,5 km de seto vivo para que una pareja de perdices rojas se mantenga. Las abejas tienen una producción de miel más elevada en las zonas de bosquete que en zonas desbrozadas. La mariposa *Aporia crataegi* vive sobre el majuelo y disminuye a medida que lo hacen los setos vivos, que son el último lugar de refugio de su planta hospedadora. Ha desaparecido de Inglaterra.

d) Los setos funcionan como corredores permitiendo los desplazamientos de la fauna. Este papel de corredor ha sido estudiado en el caso de los Coleópteros Carábidos en Gran Bretaña. Es posible distinguir tres categorías de especies en funcion de la distancia que recorren en la red de setos. Las especies estrictamente forestales como *Abax parallelus, Carabus purpurascens* o *Pterostichus oblongopunctatus* no

se alejan a más de 100 m del límite del bosque; Las especies peninsulares como *Abax ovalis, Carabus nemoralis* o *Platysma nigrum* pueden encontrarse hasta a 500 m del límite del bosque; las especies de corredores como *Abax ater* y *Carabus granulatus* que son las más aptas para la dispersión pueden encontrarse a 15 km de su bosque de origen (Burel & Baudry, 1990). Los setos sirven también como corredores asegurando la dispersion de varios vertebrados. El tejón, el campañol *Clethrionomys glareolus*, y muchas aves siguen los setos a lo largo de sus desplazamientos. En Gran Bretaña, los setos son unos medios de dispersión para algunas especies de plantas de bosque pero no lo son para otras (Helwell, 1975).

2.2. Carreteras y caminos: ¿corredores o barreras?

Las carreteras y los caminos son a menudo barreras intransitables incluso para organismos alados debido al microclima térmico que reina allí (*cf.* figura 4.4.). Los caminos de tierra poco frecuentados son barreras menos drásticas que las grandes autopistas. La presencia de carreteras molesta a los animales favoreciendo la llegada de los turistas motorizados. En Wisconsin se ha constatado que la densidad de carreteras está en relación inversa a la de los lobos. Cuando hay más de 0,93 millas de carretera por mil metros cuadrados el lobo desaparece, sobre todo por la caza a la que está sometido (Noss, 1987). Pequeños roedores como el ratón de campo *Apodemus flavicollis* o el campañol *Clethrionomys glareolus* son incapaces de atravesar una carretera de 6 metros de ancho mientras que sus desplazamientos paralelos a la carretera son frecuentes. Ocurre lo mismo con los Carábidos de bosque que son insectos relativamente móviles (Mader, 1984).

En un macizo forestal las carreteras representan también una fuente de contaminación por tres razones: (a) la sequía provocada por la apertura del medio y por el viento generado por el paso de los vehículos; (b) la adición de sal destinada a evitar el hielo en invierno; (c) los gases de los escapes de los vehículos. Ciertos efectos de estos tres tipos de factores han sido descritos (Braun & Fluckiger, 1984, 1985). La sal provoca un aumento de la abundancia del Áfido *Aphis pomi* que vive en el majuelo. La savia del floema de este arbusto, cuando ha estado sometido a la acción de la sal, tiene un contenido más elevado en aminoácidos (en particular en ácido aspártico, asparraguina y glutamina) y en azúcares, lo que puede explicar el aumento del número de áfidos. Una sequía moderada también aumenta el número de áfidos. Los gases de los escapes multiplican las poblaciones de áfidos por 4,4. Esto se debe probablemente a los óxidos de nitrógeno NO y NO_2 y al SO_2 que son conocidos también por aumentar el contenido de las plantas en aminoácidos. Muchos estudios han demostrado que la densidad de aves forestales es más baja en las cercanías de las carreteras que en las zonas testigo. Esto muestra que la calidad del hábitat se reduce en la cercanía de las carreteras forestales (Reijnen & Foppen, 1995).

La construcción de la autopista del sur que une París a Lyon atraviesa el macizo de Fontainebleau. Las poblaciones de Cérvidos se ven compartimentadas por esta autopista que está vallada y que fragmenta el macizo en seis partes, lo que ha reducido mucho los intercambios entre las poblaciones. Los intercambios que existían desde siempre entre los cuatro macizos de Fontainebleau, Orléans, Montargis y Rambouillet gracias a unos pequeños macizos intermedios son hoy día muy reducidos (Lebrun, 1975).

Las carreteras constituyen lugares de destrucción importante de la fauna. En 100 m de carretera en el Tennessee se evalúa en 120 millones el número de mariposas matadas cada año. En 1.000 km de carreteras y autopistas en Dinamarca hay cada año una hecatombe de 3.000 liebres, 5.400 erizos, 40.000 pequeños mamíferos, 3.500 Anfibios y 122.000 aves. Cifras del mismo orden se encuentran en otros países. Se ha calculado que cada año se matan 66.000 billones de insectos en Francia por la circulación automotora, lo que representa una biomasa de 150 a 200 toneladas. El período del día durante el cual los insectos son más vulnerables está entre las 13 y las 18 horas y la mortalidad es más elevada en zonas arboladas que en zonas cultivadas. Conviene evidentemente relativizar estas cifras porque no sabemos cual es la importancia de la biomasa de insectos en Francia (Chambon, 1993).

El efecto de las carreteras sobre los animales puede hacerse sentir lejos de su ubicación, debido a las modificaciones que afectan a la vegetación de un lado y otro. La superficie modificada es de alrededor de 1 ha por km de carretera. Las aves constituyen un buen modelo para estudiar la influencia de las carreteras debido a su movilidad y a sus reacciones frente a la fragmentación de los hábitats y la estructura de la vegetación. El ruido provocado por los vehículos reduce la densidad de algunas aves a una distancia de varios cente-

nares de metros, tanto al atravesar un macizo forestal como tierras cultivadas. La vegetación que subsiste sobre los lados de la carretera puede aumentar la diversidad y la abundancia de algunas especies en las regiones con agricultura intensiva. Las zonas de vegetación que circundan una carretera pueden ser favorables para algunas aves si constituyen un medio complementario al medio dominante en el paisaje (Meunier *et al.*, 1999). En algunos casos los bordes de la carretera pueden constituir hábitats favorables para insectos como los Carábidos (Vermeulen, 1993) o las mariposas (Munguira & Thomas, 1992).

Debido a que los corredores tienen en general una forma estrecha y alargada y por consiguiente bordes importantes, podemos suponer que favorecen el desplazamiento de las especies de borde frente a las de interior y que permiten la invasión de especies ajenas. Esto es lo que se ha producido en las marismas de los Everglades en Florida, donde dos especies vegetales introducidas, el eucaliptus australiano *Melaleuca quinquinerva* y el falso pimentero *Schinus terebinthus*, han penetrado dentro de la reserva desde los arrabales de Miami gracias a los corredores formados por los canales y cubren ahora 40.000 ha a expensas de la vegetación espontánea que se ha visto eliminada. Sin embargo, los corredores tienen a menudo una acción favorable que ha sido percibida hace tiempo por los especialistas en la conservación de las especies. Túneles que permiten el paso de Anfibios bajo las carreteras han sido establecidos en Suiza desde 1969. Las distintas regiones habitadas por el gorila de montaña en el Congo y por el elefante en Tanzania han sido conectadas por corredores hace ya mucho tiempo. Recientemente ha sido establecida una conexión entre el Parque Nacional suizo y el Parque de Stelvio en Italia para permitir los desplazamientos de los ciervos. Los corredores, a pesar de su interés, no pueden reemplazar las grandes reservas. La instalación de una red de corredores es solamente una medida complementaria (Forman, 1991).

3. LAS METAPOBLACIONES

En un paisaje caracterizado por la heterogeneidad espacial y por la fragmentación de los ecosistemas bajo la influencia del hombre, muchas especies están reducidas al estado de poblaciones aisladas que pueden desaparecer bajo la acción de distintos procesos aleatorios. Pero si los individuos de estas poblaciones son capaces de dispersarse y de franquear los espacios que separan los distintos medios habitados, los procesos de colonización podrán compensar los procesos de extinción. Una *metapoblación* es un conjunto de subpoblaciones *interconectadas* por individuos que se *dispersan* (Levins, 1969, 1970; Hanski, 1991). El concepto de metapoblación está basado en la constatación de que el espacio está fragmentado en hábitats distintos y separados y que existen hábitats favorables y otros desfavorables para la instalación de una especie. Esto acerca el estudio de las metapoblaciones a la ecología del paisaje pero lo aleja también porque la ecología del paisaje estudia todos los hábitat y las relaciones que existen entre ellos en vez de interesarse en un solo tipo de hábitat favorable para una especie. El estudio teórico y práctico de las metapoblaciones está en vías de desarrollo (Gilpin & Hanski, 1991; Hanski & Gilpin, 1997). La biología de las poblaciones y la biología de la conservación son dos beneficiarias de la teoria de las metapoblaciones que completa y mejora la teoría de la biogeografía insular.

Se pueden distinguir cuatro tipos de metapoblaciones.

a) El primer tipo (A, figura 19.18) que ha inspirado el modelo de Levins (*cf.* a continuación) corresponde a un conjunto de pequeñas subpoblaciones viviendo en unos medios aproximadamente idénticos, en equilibrio dinámico, como consecuencia de unos procesos de colonización y extinción que se manifiestan en cada una de las subpoblaciones. Ejemplo: las poblaciones de daphnias que viven en las charcas de las rocas (figura 19.19), la rana *Rana lessoniae* que vive en diversas lagunas; la gran metapoblación de mariposa *Melitaea cinxia* que vive en las islas Åland, distintas especies de gorriones que ocupan pequeños bosques. Entre los pequeños mamíferos, el pika, *Ochotona princeps* es un Roedor norteamericano cuyos individuos viven en conjuntos en las rocas y que están separados los unos de los otros por una distancia media de 20 metros, lo que permite unos procesos de desplazamiento y de inmigración de un lugar habitado a otro libre provisionalmente (Smith & Gilpin, 1997).

b) El segundo tipo (B, figura 19.18) corresponde a una metapoblación en la cual una su-

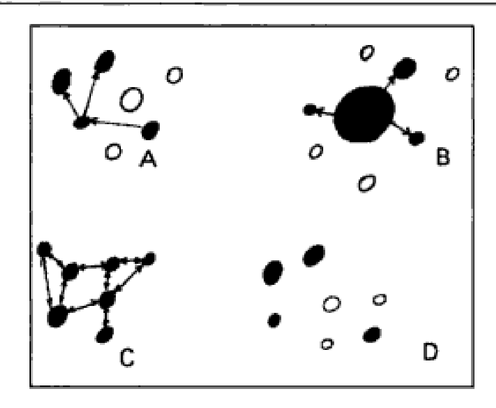


Figura 19.18
Distintos tipos de metapoblaciones
Las flechas indican el sentido de la colonización.

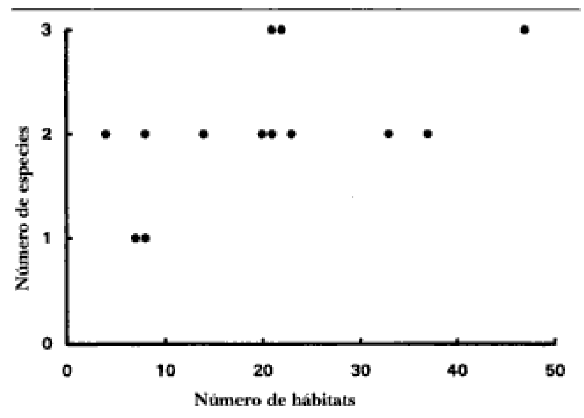


Figura 19.19
Número de especies de daphnia según el número de hábitats (charcas en la roca) disponibles en las islas del mar Báltico
El número de especies en cada isla es función del número de sitios disponibles (Bengtsson, 1991).

perficie principal importante conteniendo una población numerosa sirve de fuente para los hábitats periféricos más reducidos en superficie, en los cuales las poblaciones se difuminan y se reconstituyen de manera permanente por inmigración (tipo llamado «mainland-island»). Este tipo corresponde al caso de la metapoblación de la mariposa de California *Euphydryas editha bayensis* en que una metapoblación ha sido estudiada durante 25 años (Erlich & Murphy, 1987). Las distintas subpoblaciones de esta mariposa ocupan áreas poco alejadas las unas de las otras, lo que permite a las mariposas pasar de un hábitat a otro. Las variaciones de abundancia son diferentes de una población a otra, algunas poblaciones presentan alternancias de extinción y de colonización (figura 19.20).

c) El tercer tipo (C, figura 19.18) corresponde a un conjunto de subpoblaciones en interacción las unas con las otras que colonizan hábitats efímeros y de pequeña superficie. Es el caso de los insectos que habitan los troncos muertos y las cavidades de los árboles.

d) El cuarto tipo corresponde a la ausencia de colonización entre las distintas subpoblaciones (D, figura 19.18) y a una metapoblación en estado de no equilibrio. Es el caso de las poblaciones de Mamíferos de las cumbres montañosas del desierto de Great Basin al oeste de Estados Unidos. Ninguna comunicación es posible hoy día entre las distintas cimas para estos mamíferos.

La existencia de metapoblaciones está ligada a la heterogeneidad del paisaje y a la posibilidad para las especies que lo constituyen, de dispersarse de una isla a otra dejando marcados caminos que son en la mayoría de los casos corredores. Esta dispersión será más fácil cuanto más numerosos sean los corredores y más favorables para los movimientos de los animales.

3.1. El modelo de Levins

El primer ensayo de modelización de la dinámica de una metapoblación se debe a Levins. Este modelo se basa en cuatro hipótesis:

a) el número de hábitat que pueden estar ocupados es suficientemente elevado para que se produzcan fenómenos aleatorios;

b) los distintos hábitats son más o menos idénticos y equidistantes;

c) la dinámica de las poblaciones es lo suficientemente rápida para que cada hábitat se presente solamente en dos formas, vacío o completo;

d) los únicos procesos en juego son la extinción local en un hábitat y la colonización de los hábitats no ocupados por inmigrantes que provienen de hábitats ocupados. En un conjunto de medios idénticos ocupados por una especie, Levins supone que la tasa de colonización m es proporcional a la fracción p de ambientes ocupados que encuentran los individuos colonizadores, y a $1 - p$ que es la fracción de ambientes no ocupados y blanco de los colonizadores. Si se admite que todas

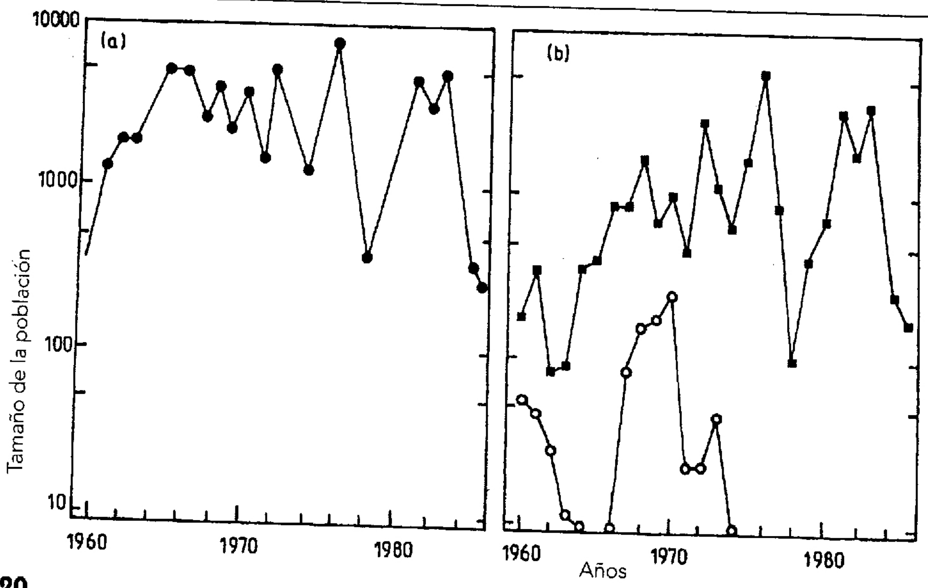


Figura 19.20

Variaciones de abundancia de la mariposa *Euphydryas editha bayensis*, especie amenazada que tiene una estructura en metapoblación

(a): El conjunto de la metapoblación varía mucho la abundancia de un año a otro.
(b): Variación de abundancia de dos subpoblaciones. Una de ellas desaparece dos veces y se reconstituye por individuos en dispersión (Ehrlich & Murphy, 1987).

las subpoblaciones tienen la misma tasa de extinción e, se puede escribir:

$$dp/dt = mp(l - p) - ep$$

En el equilibrio $dp/dt = 0$ y $p = 1 - e/m$. Esta ecuación muestra que p es positivo para $m > e$ y nulo para $m < e$. Aunque muy simple este modelo pone de manifiesto un aspecto importante de la dinámica de las metapoblaciones: sólo persisten si la tasa de colonización es superior a la tasa de extinción. Sin embargo muchos estudios muestran que:

a) la tasa de extinción disminuye cuando la superficie del medio ocupado aumenta;

b) la tasa de colonización disminuye cuando el número de ambientes ocupados aumenta;

c) la tasa de colonización disminuye con el aislamiento creciente de las poblaciones.

La persistencia de una metapoblación depende por consiguiente de la estructura del medio y es superior a la de una población aislada. El resultado de las extinciones y colonizaciones sigue un patrón de distribución variable en el tiempo y en el espacio. Las subpoblaciones más pequeñas y más aisladas son las que desaparecen las primeras y las que se reconstituyen más difícilmente. Debido a esto el número de especies presentes en una región varía, algunas aparecen y otras desaparecen. Este fenómeno de renovación (o *turn over*) puede ser más o menos rápido (tabla 19.3).

Estas previsiones son confirmadas por algunas observaciones. En las charcas rocosas que se encuentran en las islas del mar Báltico el número de especies de daphnia aumenta con el número de charcas presente y la proporción de las que están ocupadas por cada especie dis-

	1969	1970	1971	1972
Número de especies presentes *S*	42	39	43	50
Ganancia anual en especies *E*	–	13	12	14
Pérdidas anuales en especies *I*	–	16	8	7
Tasa de renovación en %	–	36	24	22

Tabla 19.3

Procesos de extinción y de colonización en el caso de los Coleópteros Carábidos de un pólder de los Países Bajos cuatro años después de la creación de este nuevo hábitat (Meijer, 1974)

La tasa de renovación es definida por la fórmula $(E + I)/(S_1 + S_2)$. Es elevada al comienzo de la colonización, después disminuye mientras que el número de especies aumenta.

minuye con el número de especies (figura 19.19). Ocurre lo mismo para la rana *Rana lessonae.* Los factores que limitan la distribución de esta especie en Suecia son por una parte la distancia a la laguna más cercana, por otra la predación por el lucio que no es compensada por una tasa de colonización suficiente en las lagunas demasiado alejadas de una fuente. La distribución geográfica de ciertas especies puede por consiguiente estar limitada no por los factores climáticos sino por el aislamiento demasiado elevado, la rareza o la escasa extensión de los medios favorables.

3.2. Dos metapoblaciones: *Melitaea cinxia* y *Boloria aquilonaris*

Las mariposas constituyen un buen modelo para el estudio de las metapoblaciones mientras que las aves son un buen modelo para el estudio de la biogeografía insular. La mariposa *Melitaea cinxia* cuyas orugas viven sobre *Plantago lanceolata* y *Veronica spicata* forman en las islas Åland que están situadas al suroeste de Finlandia, una amplia metapoblación cuyos individuos están repartidos sobre numerosas islas con abundancias muy variables (*cf.* capítulo 20.1). Los hábitats favorables que están ocupados por poblaciones reproductoras son praderas secas y dispersas, la población más abundante tiene alrededor de 500 individuos. Una población abundante puede llegar a desaparecer en unos cuantos años. La probabilidad de recolonización de un hábitat vacío no es nunca nula porque la distancia máxima entre estos hábitats es sólo de 3.870 metros. La tasa de extinción disminuye cuando los efectivos de la población aumentan El grado de distanciamiento de los distintos hábitats utilizables afecta la tasa de colonización de los hábitats vacantes, los hábitats más aislados tienen una tasa de colonización más baja que los otros.

La estructura espacial y la dinámica de las subpoblaciones de la mariposa *Boloria aquilonaris* han sido estudiadas en Ardennes, Bélgica. El método de captura-recaptura ha mostrado la existencia de una conectividad entre los distintos hábitats. El conjunto de subpoblaciones funciona como una metapoblación. Se han observado desplazamientos que pueden alcanzar varios kilómetros entre los distintos sitios (figura 19.21), así como la recolonización de un hábitat que ha sido desocupado. Este estudio muestra el interés de los hábitats

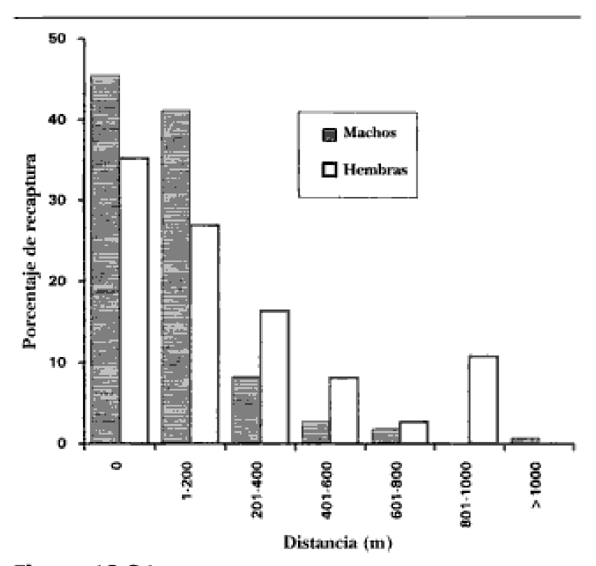


Figura 19.21
Dispersión, estimada con la ayuda del porcentaje de recapturas de individuos marcados, de machos y de hembras de la mariposa *Boloria aquilonaris* en una región de Ardennes, Bélgica.
La dispersión se hace en general a distancias relativamente cortas, pero en ciertos casos puede sobrepasar el kilómetro (Mousson *et al.*, 1999).

de pequeña superficie que albergan poblaciones poco numerosas pero que pueden servir de albergue durante los desplazamientos a grandes distancias (Mousson, 1999).

3.3. Los otros modelos

El modelo simple de Levins ha sido perfeccionado y extendido al caso de dos especies haciendo intervenir el número de medios ocupados por 0, 1 ó 2 especies y admitiendo unas tasas de extinción y de colonización distintas para cada especie. Dado que las ecuaciones obtenidas son difíciles de manipular, sólo las condiciones que autorizan la instalación de una segunda especie han sido estudiadas. Estas establecen que: *a)* las tasas de colonización y de extinción se ven afectadas por la competencia interespecífica; *b)* existe un número mínimo de medios bajo el cual una especie no puede persistir; *c)* el número de especies aumenta con el número de medios colonizables si la competencia es importante.

Los modelos han sido igualmente establecidos para conjuntos de dos especies como una pareja de predador-presa o como dos especies que entran en competencia. En estos modelos

una especie es capaz de provocar localmente la extinción de otra pero su coexistencia está asegurada en el conjunto de los hábitats que forman el mosaico ocupado por la metapoblación. La idea de que la heterogeneidad espacial pueda permitir la coexistencia de especies antagonistas es ya antigua. Se ha podido establecer mediante experimentos como los de Huffaker (1985) que ha criado dos especies de ácaros, una especie predadora *Typhlodromus occidentalis* y una especie presa fitófaga *Eotetranychus sexmaculatus.* Esta última se ha criado sobre naranjas. En un medio espacialmente sencillo la especie presa ha sido devorada más o menos rápidamente y el predador ha acabado muriéndose de hambre. En un medio espacialmente más complejo las presas han podido escaparse de los predadores y reconstituir algunas poblaciones lo que ha permitido a las dos especies cohabitar durante 490 días presentando fluctuaciones de abundancia características de una pareja predador-presa.

3.4. Los mecanismos de poblamiento

La probabilidad de repoblación o de un espacio limitado depende de su superficie. Depende también de las exigencias de las especies y de su comportamiento. Los picos, el trepador no colonizan los bosquetes donde no encuentran los árboles necesarios para la nidificación. En Inglaterra, Moore y Hooper (1975) han enumerado las aves nidificantes en un conjunto de 433 bosquetes cuya superficie varía de 10 m^2 a 100 hectáreas y que están aislados dentro de los campos de cultivo. Los datos obtenidos muestran que existe por cada especie un área mínima por debajo de la cual la probabilidad de repoblación es nula. Esta superficie es de 100 m^2 para un petirrojo y de una hectárea para una lavandera boreal (figura 19.22). En la pradera norteamericana tres especies de aves que necesitan grandes superficies se han vuelto, debido a la fragmentación de biotopo, raras y amenazadas de desaparición. Las dos especies que resisten pueden subsistir en pequeñas superficies (Samson, 1983).

La influencia del aislamiento geográfico ha sido demostrada para las aves que viven en Nueva Guinea y las islas que la rodean. Nueva Guinea formaba en el Pleistoceno una masa continental importante que ha sido fragmentada hoy día por la subida del nivel del mar. Muchas pequeñas islas rodean la isla principal. Un ave como *Monarcha telescophthalmus* subsiste en toda Nueva Guinea y en las islas de superficie superior a 450 km^2 que estaban unidas antes. Sin embargo, ha desaparecido de las pequeñas islas y no ha colonizado las islas oceánicas, ni siquiera las que están a unos cien metros, aunque era perfectamente capaz de volar (Diamond, 1975).

Poblaciones de Mamíferos con riqueza de 13 especies ocupan un conjunto de 17 cimas montañosas boscosas con alturas superiores a 2.300 metros, aisladas en medio del desierto del Great Basin de Utah. Esas montañas formaban parte de un gran conjunto durante los periodos fríos del Cuaternario. El recalentamiento les ha transformado en «islas continentales»; por ello los Mamíferos son incapaces de dispersarse. Antes de su aislamiento, estas islas tenían un fauna más o menos idéntica y equilibrada. Las extinciones de especies llevan poco a poco a las poblaciones locales a sus «valores de equilibrio» que dependen de las superficies ocupadas (figura 19.23). Dichas extinciones se hacen en parte al azar (lo que explica las diferencias de fauna de un sitio a otro) pero los carnívoros se muestran más vulnerables y las pequeñas especies más resistentes (Brown, 1971).

El análisis de distintos casos bien estudiados ha conducido a admitir la generalidad de las siguientes leyes (Hanski, 1994):

a) el porcentaje de medios ocupados por una especie aumenta con la superficie de estos medios;

b) el porcentaje de medios ocupados disminuye con su aislamiento;

c) la probabilidad de colonización de los distintos medios disminuye con el aislamiento;

d) la probabilidad de extinción de las especies disminuye cuando la superficie de los medios que ocupan (y por consiguiente el número de individuos presentes) aumenta (figura 19.24).

Algunas observaciones realizadas sobre unos insectos de bosque que pueden vivir sobre un mismo tronco muerto de un árbol varias generaciones o sobre setas que crecen sobre el tronco de madera confirman dichas deducciones teóricas. En Carélie, un bosque en un principio homogéneo, ha sido dividido entre Rusia y Finlandia. Del lado ruso, la explotación forestal es inexistente y los chopos (*Populus tremula*) muertos son abundantes.

Figura 19.22

Probabilidad de poblamiento P según la superficie de los biotopos (en ha) para algunas especies de aves

A izquierda, caso de cinco especies de la Pradera de Norteamericana. Las tres especies que tienen necesidad de grandes superficies se han vuelto raras y amenazadas de desaparición debido a la reducción de sus hábitats. Las dos especies que pueden sobrevivir en superficies pequeñas no se ven amenazadas (Samson, 1983). Círculos blancos: *Sturnella magna*; círculos negros: *Ammodramus henslowii*; triángulos blancos: *Ammodramus savannarum*; triángulos negros: *Tympanuchus cupido*; cuadrados negros: *Bartramia longicauda*.

A derecha, caso de seis especies que, en Inglaterra, colonizan bosquecillos de superficie variable. Algunas como *Turdus merula* son poco sensibles a la superficie; otras como *Dendrocopos minor* lo son mucho. Las superficies más pequeñas arboladas donde estas aves han sido marcadas son las siguientes: *Turdus merula* (T.m.): 15 m²; *Erithacus rubecula* (E.r.): 100 m²; *Turdus viscivorus* (T.v.): 750 m²; *Garrulus glandarius* (G.g.): 1.255 m²; *Strix aluco* (S.a.): 1.840 m²; *Parus montanus* (P.m.): 81.940 m²; *Dendrocopos minor* (D.m.): 186.450 m².

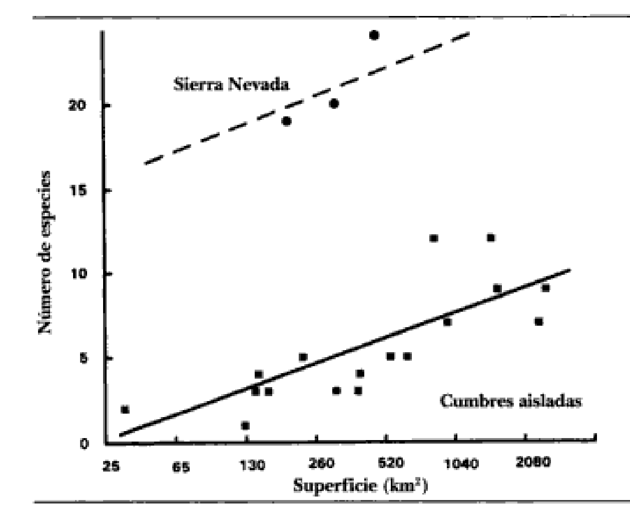


Figura 19.23

Relación área/especies para los Mamíferos que habitan en las cimas montañosas aisladas (en que la altitud es superior a 2.280 m) del desierto de Great Basin (cuadrados)

Los círculos blancos corresponden a superficies idénticas elegidas en Sierra Nevada que está próxima al desierto Great Basin. La mayor pendiente de la recta de regresión relativa a las montañas aisladas testifica las dificultades de comunicación entre estas zonas y muestra que contienen todavía especies en exceso en relación a su superficie actual. Estas especies, heredadas del cuaternario cuando la comunicación entre los macizos montañosos era posible, están destinadas a desaparecer poco a poco hasta que se alcancen los «valores de equilibrio» (Brown, 1971).

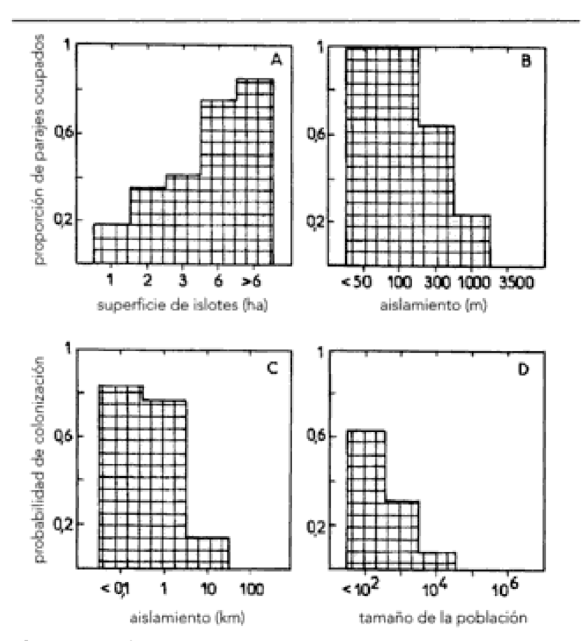


Figura 19.24
Influencia de las características de los hábitats sobre las poblaciones
A: Proporción de islotes forestales en los Países Bajos ocupados por el trepador *Sitta europaea* en función de su superficie. **B:** Proporción de islas ocupadas por la musaraña *Sorex cinereus* en función de su aislamiento en los lagos América del Norte. **C:** tasa de colonización por la mariposa *Hesperia comma* en un conjunto de un centenar de praderas secas de Inglaterra en función de su aislamiento. **D:** tasa de extinción en función del tamaño de la población para un conjunto de 4 especies de arañas repartidas en un conjunto de 22 pequeñas islas del archipiélago de las Bahamas (Hanski, 1994).

Estos forman hábitats dispersos ocupados por varios insectos como Coleópteros raros y especializados. Del lado finlandés la explotación forestal ha eliminado la mayoría de los chopos considerados como molestos. Ello ha provocado la desaparición o la rareza de varias especies por falta de hábitat y por la dificultad de su colonización. El inventario de Coleópteros revela que el lado ruso del bosque alberga todavía 19 especies raras de las cuales dos están extinguidas; el lado finlandés no alberga más que 5 especies (Siitonen & Martikainen, 1994).

3.5. La dispersión

Existe en las metapoblaciones unos flujos de genes entre las distintas subpoblaciones, lo que contribuye a mantener el polimorfismo y a reducir la deriva genética (Slatkin, 1985). La *dispersión* corresponde al desplazamiento de una parte de los individuos de una población fuera de su hábitat normal, para reunirse en un sitio para reproducirse. La *filopatria* es el mantenimiento y la reproducción de los individuos en su lugar de nacimiento. La dispersión defiere de la migración que es un desplazamiento de masa del conjunto de los individuos, a veces, en las aves, con el retorno al lugar de partida. Durante mucho tiempo la dispersión ha sido considerada como un fenómeno poco importante que no se tomaba en cuenta en los estudios de poblaciones. En realidad, los procesos de dispersión son muy frecuentes como lo muestra la abundancia del plancton aéreo, las observaciones de varios centenares de miles de insectos alados inmersos en el mar a lo largo de las costas, o bien las capturas muy a menudo abundantes realizadas gracias a las trampas de intercepción.

Los factores que inducen la dispersión son varios (Hansson, 1991). Los tres principales son los siguientes:

a) La fuga de un medio inhóspito para colonizar otro mejor. Eso se encuentra en las especies que ocupan los medios transitorios en evolución rápida. Los Coleópteros acuáticos que viven en brazos de agua o charcas artificiales se dispersan mucho más que aquellos de medios permanentes (Southwood, 1962).

b) La reacción a los fenómenos de competencia. Los pequeños machos del Coleóptero *Tetraopes tetraophthalmus*, que son inferiores en la competencia por la búsqueda de hembras, se dispersan más fácilmente que los grandes machos. En los Roedores Microtinos, los jóvenes machos que se dispersan son los individuos más agresivos y difieren de los otros por su genotipo.

c) Un comportamiento con tendencia a evitar la consanguinidad. Las hembras de los perros de la pradera (*Cynomys* sp.) se aparean más voluntariamente con los machos procedentes de otra colonia. Un análisis de la literatura sobre unas cuarenta especies de Mamíferos muestra que la dispersión de los jóvenes es un fenómeno «voluntario» (y no provocado por la competencia con los adultos) destinado a evitar la consaguinidad y a aumentar el valor selectivo de los descendientes (Wolff, 1993). La competencia por unos

recursos limitados no parece existir entre las especies estudiadas. De manera general, en los Mamíferos y los insectos son los machos que se dispersan más fácilmente, mientras que en las aves son las hembras.

Consideraciones teóricas permiten pensar que la dispersión tiene sobre todo un efecto benéfico antes de que se alcance la madurez sexual, y que los individuos que se dispersan más fácilmente para colonizar nuevos sitios son los adultos más jóvenes (Morris, 1982). Esta idea ha sido confirmada por Joly & Grolet (1996) que han estudiado las estructuras de edades de los tritones (*Triturus alpestris*) que colonizan una nueva charca y de los tritones que residían en antiguas charcas. Las antiguas charcas, colonizadas desde hace tiempo, presentan unos tritones que poseen una edad media mayor que la de aquellos de las nuevas charcas recién colonizadas por jóvenes tritones.

La comunicación por dispersión entre las distintas subpoblaciones es a veces difícil o imposible. Depende de las aptitudes de las especies. Los invertebrados ápteros asociados a suelo forestal se desplazan menos fácilmente que las aves, pero sus efectivos más elevados les aseguran una probabilidad más alta de sobrevivir en un bosque aislado. Las aves asociadas al chaparral han desaparecido de los reductos aislados de esta formación vegetal que se sitúa en la aglomeración de San Diego en California. Una zona urbanizada de solo 50 a 100 m de tamaño las separa de otras porciones del chaparral, pero esta zona se ha revelado como intransitable. (Soulé *et al.*, 1992).

La aptitud para la dispersión varía mucho según las especies. La rana *Hyla arborea* no es capaz de dispersarse de un hábitat a otro más que cuando la distancia de campeo es inferior a 500 m. La colonización o recolonización de medios nuevos por el trepador azul *Sitta europea* no puede hacerse más que si el hábitat nuevo está separado del viejo por una distancia inferior a 2 km. Un caso de pérdida de la facultad de dispersión se ha descrito en la Compuesta del género *Bidens* que ocupa las islas de Polinesia. Mientras que en *Bidens pilosa*, especie común en América tropical, los aquenios están provistos de grandes apéndices armados con púas que facilitan su dispersión aferrándose al pelo de Mamíferos y las plumas de aves, las especies insulares tienen los apéndices armados con púas reducidas o ausentes lo que es interpretado como una consecuencia de la rareza o de la ausencia de animales para asegurar la dispersión en las islas (Carlquist, 1974).

La facultad de dispersión es, en algunos insectos, dependiente de la presencia o ausencia de alas, carácter que está bajo control genético. El Áfido *Megoura viciae* produce 42% de hembras aladas cuando es mantenido en poblaciones densas y solamente hembras ápteras y partenogenéticas cuando los individuos son mantenidos aislados. Las observaciones de Lindroth (1949) sobre Carábidos muestran que muchas especies contienen a la vez individuos macrópteros alados e individuos braquípteros incapaces de volar. En Dinamarca y en Alemania del Norte especies como *Calathus mollis* o *Pterostichus minor* tienen poblaciones dominadas por las formas braquípteras. En Escandinavia las formas aladas son casi exclusivas. Este tipo de distribución refleja la colonización postglaciar de Escandinavia por los insectos alados venidos del Sur. Teniendo en cuenta que la braquipteria es un carácter dominado genéticamente, la colonización hacia el Norte no puede hacerse más que por los individuos homocigóticos para el carácter macróptero y se puede pensar que la aparición progresiva de la braquipteria es debida bien a mutaciones o bien a la dispersión pasiva y mucho más lenta de individuos braquípteros.

En un estudio de seis especies de Lepidópteros Licénidos endémicos de California y amenazados de extinción, Arnold (1983) muestra que la localización estrecha de estos insectos se debe a la adherencia a plantas alimenticias particulares y que tienen una capacidad muy baja de dispersión. La distancia máxima recorrida por las mariposas es en promedio inferior a 100 m, y a menudo incluso a 50 m. Es sólo de 13,4 m en *Euphilotes baltoides allyni*. Las poblaciones de estas mariposas funcionan por consiguiente como poblaciones cerradas y no como metapoblaciones. Los efectivos de las distintas especies son inferiores a 500 individuos en varios casos. La superficie no es el único factor que regula la abundancia de las poblaciones. La calidad del medio también interviene. Para las mariposas la abundancia de las plantas de que se alimentan es el factor principal.

Si, tal como parece, la movilidad y la aptitud a la dispersión están determinadas genéticamente, las poblaciones aisladas en unos medios de superficie reducida deben estar formadas por individuos relativamente poco móviles. Esta conclusión ha sido demostrada en algunos casos (figura 19.25).

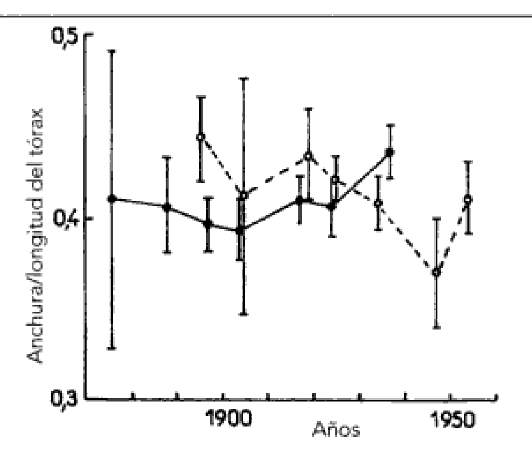


Figura 19.25
Variaciones de la relación anchura/longitud del tórax en los machos de dos poblaciones de mariposa *Papilio machaon* en Inglaterra

La población de Wicken Fen (en trazo continuo) estaba aislada, era muy poco numerosa y se ha extinguido. La población de Norfolk Broads (en trazo discontinuo) es una población menos aislada y más numerosa que subsiste todavía. Las diferencias morfométricas observadas están ligadas presumiblemente a la movilidad, siendo peores voladoras y dispersándose peor las mariposas con una relación anchura/longitud del tórax baja (Dempster, 1991).

3.6. La genética de las metapoblaciones

Los procesos de extinción y de colonización influyen sobre la diferenciación genética de las metapoblaciones. Si los conjuntos de individuos que colonizan nuevos hábitats son poco numerosos puede aparecer una diferenciación genética más o menos importante entre las distintas subpoblaciones. Este fenómeno se llama el efecto del fundador. Se ha observado en los *Tetraopes*, Coleópteros que colonizan los rodales de plantas del género *Asclepias* (McCauley, 1989) y en el Coleóptero micetófago *Bolitotherus cornutus* que coloniza los hongos lignícolas dispersos en los bosques (Whitlock, 1992). La evolución de la aptitud a la dispersión en función del estado de sucesión ecológica ha sido demostrada para el arce americano *Acer rubrum*. Los frutos alados, o sámaras, poseen una relación peso/superficie de la parte alada inversamente proporcional a la aptitud de dispersión. En los primeros estadios de la sucesión, la aptitud de dispersión es ligeramente más alta que en los estadios ulteriores (Peroni, 1994). El pico *Picoides borealis* es una especie amenazada endémica de los bosques de pino del sur y del sureste de Estados Unidos. Esta especie está reducida a poblaciones aisladas que en su mayoría son poco abundantes y han perdido una parte de su diversidad genética. Sin embargo, estas pequeñas poblaciones no deben ser, desde el punto de vista genético, consideradas como carentes de interés. Constituyen reservas de genes y etapas que permiten la dispersión de los individuos así como el flujo de genes de una población a otra.

La teoría de las metapoblaciones ha modificado los conceptos relativos al establecimiento de reservas que estaban basadas en la teoría de la biogeografía insular. En particular, la importancia de los hábitats de pequeña superficie que albergan poblaciones poco numerosas ha sido reconsiderada. El ejemplo de especies como *Pedicularis furbishae* de la familia de las Escrofulariáceas que subsiste desde hace mucho tiempo en California en forma de pequeñas poblaciones aisladas es característico del comportamiento de las metapoblaciones (Menges, 1990). Los modelos teóricos sugieren incluso que algunos sitios desocupados son necesarios para la subsistencia de una metapoblación (*cf.* Lande, 1988). Esto puede evitar a los especialistas en biología de la conservación tener que demostrar que una especie amenazada reside en una cierta zona para que justificar la protección de una zona. Basta con que un hábitat sea favorable para que pueda ser colonizado por un proceso de inmigración.

4. LA FRAGMENTACIÓN DE LOS ECOSISTEMAS Y SUS CONSECUENCIAS

La fragmentación de los ecosistemas reduce el tamaño de las poblaciones, produce casi siempre una pérdida de diversidad genética en las pequeñas poblaciones aisladas, entraña un efecto de borde y la pérdida de especies «del interior» así como de las especies sensibles al efecto de superficie que no pueden subsistir en los hábitats limitados.

4.1. El efecto de borde

El efecto de borde se manifiesta de tres maneras:

a) Por las modificaciones abióticas, es decir por modificaciones de las características físicas del medio.

b) Por modificaciones biológicas directas tales como los cambios provocados en la distribución y la abundancia de las especies por las modificaciones físicas que aparecen en la proximidad del borde (desecación, velocidad del viento, etc.); estas modificaciones se deben a la diversidad de la tolerancias fisiológica de distintas especies.

c) Por modificaciones biológicas indirectas tales como las interacciones entre especies (predación, parasitismo, competencia, polinización, transporte de semillas, etc).

El efecto de borde y la fragmentación crean perturbaciones en el funcionamiento de los ecosistemas por ampliación o al contrario por reducción de los procesos biológicos importantes tales como la competencia, el parasitismo, la polinización, la descomposición de la hojarasca, el régimen de los fuegos, el ciclo del agua, etc. Las consecuencias de la fragmentación de los ecosistemas han sido estudiadas sobre todo en bosque; pero también en otros ecosistemas.

Algunas consecuencias de la fragmentación del matorral en una región urbanizada del sur de California han sido descritas para el caso de las aves y las plantas (Soulé *et al.*, 1992). En un conjunto de cañones no urbanizados cuya superficie varía de 0,4 ha a 103 ha y donde la vegetación original subsiste, el número de cañones donde una especie de ave persiste está altamente correlacionado con la densidad de las poblaciones de estas aves en un hábitat original no perturbado. En la misma región el número de especies vegetales presentes disminuye con la edad del cañón, entonces está en función del tiempo transcurrido desde su aislamiento (figura 19.26).

Los efectos de la fragmentación de los bosques sobre la marta americana *Martes americana* son importantes (Hargis *et al.*, 1999). Este pequeño carnívoro está ausente de los paisajes cuya superficie no boscosa es inferior a 25% de la superficie total, incluso cuando las islas boscosas están unidas entre ellas mediante corredores. Las zonas de borde son evitadas hasta una distancia de 100 m. La fragmentación de los ecosistemas facilita la invasión por especies extranjeras. En la región litoral del sur de California donde la vegetación autóctona está fragmentada en numerosos islotes, una especie invasora, la hormiga argentina (*Iridomyrmex humile*), es más abundante cerca

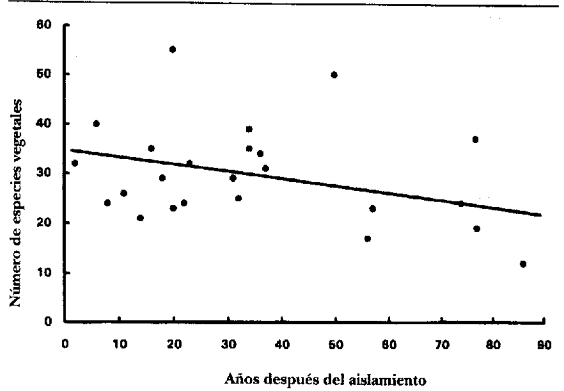


Figura 19.26
Relación entre el número de especies vegetales indígenas y la duración del aislamiento de fragmentos de chaparral en los cañones del sur de California
El número de especies que desaparecen aumenta con la duración del aislamiento. Inversamente el número de especies introducidas por el hombre en esta región fuertemente urbanizada aumenta con el tiempo (Soulé *et al.*, 1982).

de los bordes y en las regiones dominadas por una vegetación no indígena. Los fragmentos de vegetación autóctona que subsisten tienen menos especies indígenas de hormigas que las superficies equivalentes de vegetación autóctona no fragmentada (Suárez *et al.*, 1998).

La fragmentación de los ecosistemas multiplica las zonas de contacto con el medio circundante y crea un efecto de borde tanto más marcado cuanto la relación de la superficie y al perímetro del fragmento del ecosistema es mayor. Es por tanto máxima en las masas forestales lineales y mínima en las masas con forma compacta, más o menos circular. Se conocen muchos ejemplos de la influencia del medio circundante sobre un ecosistema forestal de pequeña extensión. En un islote aislado dentro de un campo de cultivos el efecto de borde se manifiesta por la penetración de plantas de los medios abiertos. Penetran también los contaminantes (fertilizantes, pesticidas) llevados por el viento. El agua de la capa freática situada bajo la isla está cargada de sulfatos, nitratos y otros iónes móviles. En los países bajos, algunos de estos efectos se hacen notar a una distancia de 200 m, lo que permite determinar una superficie mínima de bosquetes si se pretende conservar el carácter forestal (Bleuten, 1989). Dichos resultados pueden extenderse a zonas protegidas teóricamente libres de contaminantes. En realidad, estos son transportados por vía aérea, así como

por la vía alimentaria porque los animales van a alimentarse lejos. Los flamencos de la reserva de la Camarga poseen en sus tejidos contenidos no despreciables de selenio, cadmio cobre, mercurio y plomo. Esto muestra que la protección mediante creación de reservas de algunas zonas particularmente interesantes no es un elemento suficiente para proteger la fauna (Cosson & Metayer, 1993). La protección de turberas de esfagnos no sólo debe hacerse sobre la turbera sino en toda su zona de recogida de precipitaciones ya que las transformaciones por contaminación agrícola, enmiendas o adiciones con materiales calcáreos, urbanización, pueden tener una acción destructiva a distancia (Bournérias, 1973).

La penetración de especies del exterior en un islote forestal gracias al efecto de borde explica que, en algunos casos, el número de especies no disminuya al mismo tiempos que la superficie sino que por el contrario aumente. Esto se ha observado en el caso de aves e insectos como los Coleópteros fitófagos (Webb, 1989) Carábidos y Arácnidos (Mader, 1981). En los islotes forestales de pequeña superficie las aves tienen poblaciones más abundantes y hay más especies que en los islotes de superficie mayor porque usan recursos del medio circundante no forestal (Loman & von Schantz, 1991). Los efectos de la fragmentación sobre las especies de Roedores son opuestos. Las especies forestales del género *Clethrionomys* disminuyen en abundancia cuando la superficie de las islas disminuye mientras que los *Apodemus*, que son especies generalistas que viven en una amplia gama de hábitats, tienen una abundancia mucho más elevada en las pequeñas islas que en las grandes islas. Ello parece debido a la mejora de las condiciones de vida para los *Apodemus* en invierno, en las pequeñas islas (Diaz *et al.*, 1999).

En el bosque boreal de coníferas parece necesaria una superficie mínima de 5 a 10 ha para que subsista una parte central no perturbada por el efecto de borde (Esseen, 1994). En Estados Unidos se ha establecido que el número de especies ubicuas que toleran el bosque y los medios abiertos es independiente de la superficie de las islas. El número de especies asociadas a macizos boscosos es nulo para una superficie del orden de una hectárea y aumenta con la superficie (figura 19.27).

El efecto de borde sobre los Artrópodos del dosel ha sido estudiado en plantaciones de píceas y pinos silvestres en Inglaterra (Ozanne *et al.*, 1977). En conjunto, la biomasa y la abundancia media son mínimas a nivel del borde y este efecto de borde se hace sentir de 10 a 25 m de distancia aproximadamente, dependiendo de los taxa. En el caso del pino silvestre, la abundancia media de Artrópodos por m^2 es de 285,9 a nivel del borde y de 674,2 en el interior de la población. Los distintos taxa no reaccionan todos de la misma manera. Los Tisanópteros y los Homópteros son más abundantes a nivel del borde; los Psocópteros, Lepidópteros, Coleópteros, Himenópteros, Colémbolos y arañas son menos abundantes. La estructura trófica de las poblaciones de Artrópodos a nivel del borde está caracterizada por una relación predador/presa más elevada que en el interior. La diversidad especifica de las arañas en la poblaciones de píceas es más elevada a nivel del borde pero las especies características del interior son menos numerosas y menos abundantes. La luminosidad media es mayor cerca del borde, lo que parece confirmar el papel del microclima en la distribución de los Artrópodos en el dosel arbóreo. La existencia del efecto de borde que puede alcanzar 25 m de profundidad sugiere que los macizos boscosos de forma circular o cuadrada deben tener al menos 1 ha de superficie para tener una verdadera fauna en su interior, y que los corredores destinados a reunir los macizos boscosos deben tener al menos 50 m de largo para ser funcionales y permitir el desplazamiento de toda la fauna del interior. Esta anchura es mucho mayor a la de los setos vivos que, en Inglaterra, son los elementos del paisaje que supuestamente actúan como corredores.

La fragmentación de bosques y su transformación en bosquetes de pequeña superficie (de algunas hectáreas a veces) se acompaña en Estados Unidos de la bajada de efectivos de ciertas especies de aves y la desaparición de otras. Se ha mostrado, con la ayuda de nidos artificiales dotados de huevos de codorniz que la predación es más importante en los bosques pequeños porque es obra de Mamíferos (zorro rojo, mapache, zarigüella) y de aves que abundan en las zonas roturadas que rodean los bosques. A esto se añade el parasitismo de aves con comportamiento de cuco como el cowbird *Molothrus ater* especie de medios abiertos que sólo penetra en los bordes boscosos. Las aves más sensibles a este efecto de borde son los pequeños Paseriformes que nidifican en el suelo o cerca del suelo y que

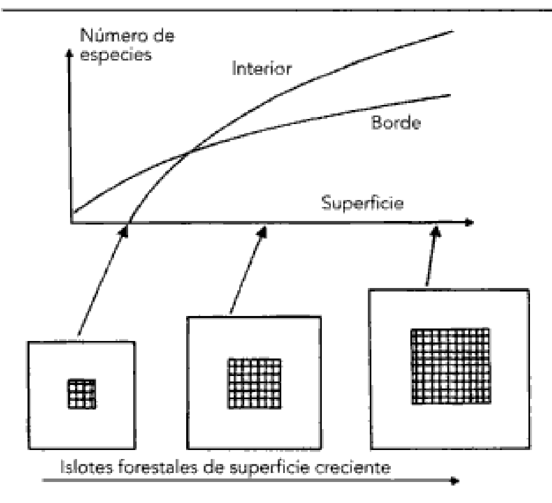


Figura 19.27
El aumento de la superficie de los islotes forestales se traduce por un aumento de la superficie central (en cuadriculado) ocupada por «especies del interior»
La zona de frontera (el espacio en blanco) conserva una anchura constante. Ésta contiene las «especies de frontera» cuya diversidad aumenta menos rápidamente que la de las especies del interior. Este esquema muestra que un islote de pequeña superficie puede estar poblado solamente por las «especies de frontera». El efecto de frontera se hace sentir en promedio en 15 m para las plantas, en 40 m para diversos Artrópodos y en 300 a 600 m para las aves.

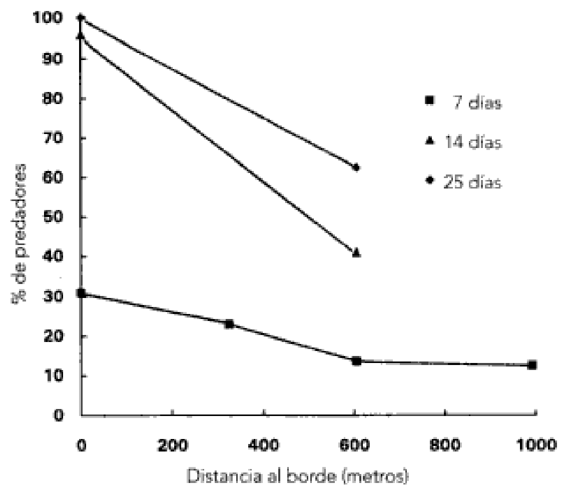


Figura 19.28
Porcentaje de predación sobre nidos artificiales por los Mamíferos y las aves en función del tiempo y la distancia al borde del bosque
Estos datos muestran que el efecto de borde puede hacerse sentir hasta 600 m al interior en un macizo forestal (Wilcove, 1985).

tienen una fecundidad baja (figura 21.5). A este contingente de especies amenazadas se añaden los migradores a larga distancia que vienen de América central para reproducirse en Estados Unidos. La destrucción acelerada de los bosques tropicales es fatal para muchas de estas aves.

La fragmentación y el aislamiento de los ecosistemas conducen a modificaciones de la abundancia de los insectos de polinizadores y los insectos parásitos. En un hábitat fragmentado del sur de Suecia, las visitas de los insectos polinizadores sobre las flores de *Dianthus deltoides* son de dos a tres veces menos numerosas que en un hábitat continuo. Esto se traduce por una reducción notable del número de semillas por flor mientras que el número de óvulos no varia de una manera significativa (Jennersten, 1988). Las interacciones parásito-herbívoro se ven igualmente modificadas por la fragmentación y el aislamiento resultante. En las parcelas aisladas de trébol *Trifolium paratense* el porcentaje de parasitismo de dos especies de gorgojos *Apion seniculus* y *A. virens* que están ligadas a esta planta disminuyen con el aislamiento de las parcelas de trébol, lo que revela una aptitud baja para la dispersión de los insectos parásitos (Kruess & Tscharntke, 1994).

4.2. Las investigaciones recientes en los bosques tropicales

Numerosos datos relativos a las consecuencias de la fragmentación del bosque amazónico han sido obtenidos durante el desarrollo, en los alrededores de Manaus en Brazil, del programa *Minimun Critical Size of Ecosystems Project* (transformado en *Biological Dynamics of Forest Fragments Project*) empezado en 1979 por iniciativa de la Smithsonian Institution y del Instituto Nacional de Brasil para la investigación en la Amazonía (INPA). Este último proyecto ha permitido el estudio de las reacciones de numerosos taxa, Artrópodos y Vertebrados (Didham *et al.*, 1996; Laurence & Bierregaard, 1997; etc.). Otras investigaciones han sido efectuadas sobre el mismo tema, pero con menos envergadura, en los bosques tropicales de Uganda y de Australia. Las investigaciones sobre la fragmentación del bosque amazónico tienen la ventaja de disponer de los datos sobre la estructura y la biodiversidad del ecosistema antes de cualquier inter-

vención. Lo más difícil en este tipo de investigación es determinar lo que se debe a la superficie, al efecto de borde o al aislamiento de los fragmentos de bosque.

4.2.1. Influencia de la superficie des los fragmentos del bosque y su aislamiento

Durante la realización del programa *Minimum Critical Size of Ecosystem Project* «reservas» de forma cuadrada y con superficie entre 1 y 10.000 ha han sido delimitadas en el bosque. Están o bien aisladas, o mantenidas en comunicación con el gran bosque primitivo mediante corredores boscosos de largo y ancho variable.

El efecto de borde se manifiesta a distancias variables. El microclima se ve modificado de 15 a 60 m, mientras que las alteraciones de la composición específica de las poblaciones de Invertebrados se manifiestan hasta 200 m del borde y pueden ser detectables hasta una distancia de 500 m.

Los siguientes ejemplos indican la distancia a la cual el efecto de borde ha podido ser detectado: abundancia de hongos: 10 m; invasión de plantas de medios perturbados: 15 a 25 m; déficit de saturación de vapor de agua: 20 m; contenido de agua en el suelo: 20 a 80 m; importancia de la caída de hojas: 50 m; abundancia de aves: 50 m; altura del dosel: 100 m; humedad relativa: 100 m; abundancia y diversidad de Invertebrados de la hojarasca: 100 m; invasión por Coleópteros de medios perturbados: 200 m; invasión por mariposas de medios perturbados: 250 m.

En varios casos se observa la relación entre la superficie y el número de especies previsto por el modelo de la biogeografía insular. Es el caso de los Coleópteros Escarabeidos del grupo de los peloteros (figura 19.29) o el de los Batracios anuros (figura 19.30). Un efecto inesperado de la fragmentación es un aumento de la diversidad de algunos taxa, insectos en particular, en las zonas perturbadas por la fragmentación. Este aumento es debido a la invasión de especies comunes y ampliamente distribuidas. Esto existe, por ejemplo, en los Batracios, las mariposas, las aves o los Mamíferos.

La evolución del número de especies y de su abundancia en función de la distancia ha sido a menudo descrita como un fenómeno monótono regularmente creciente o decreciente. Sin embargo, Fowler *et al.*, (1993) han documentado en la Amazonía un aumento de la biomasa de los insectos y de su talla cerca del borde. Este aumento existe también en el bosque de Finlandia (Helle & Muona, 1985) y en

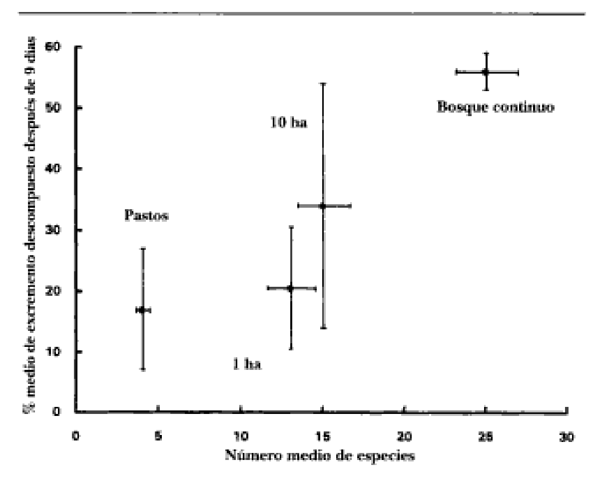


Figura 19.29
Número de especies de peloteros de la subfamilia *Scarabaeinae* en parcelas forestales de 1 ha y de 10 ha, en el bosque continuo y en los pastos (valores medios y desviaciones típicas)
La cantidad de excremento descompuesto y reciclado aumenta con el número de especies (Klein, 1989).

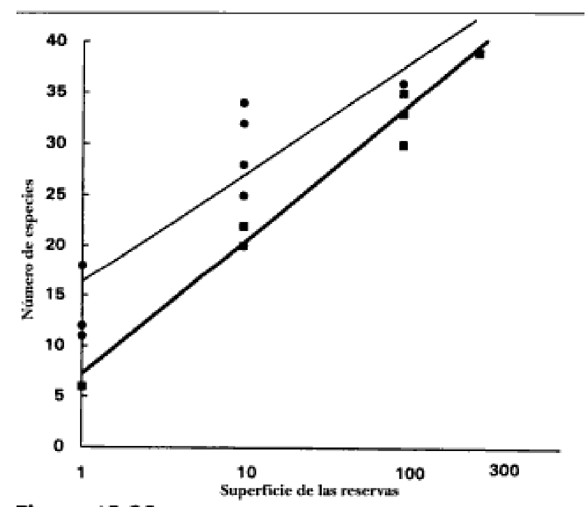


Figura 19.30
Relación área/especie para las comunidades de Batracios Anuros en la Amazonía en parcelas forestales de diversas superficies antes (cuadrados y trazo grueso) y después (círculos y trazo fino) de su aislamiento
El número de especies aumenta con la superficie y aumenta también tras el aislamiento (Zimmerman & Bierregard, 1986).

otros bosques. El aumento de tamaño puede que se deba a la acción desfavorable del microclima sobre los animales de pequeño tamaño. La existencia de una variación continua y monótona de la abundancia y de la diversidad desde el borde hasta el centro del bosque es una hipótesis que puede ser muy simplista. Didham (1997) ha descrito una evolución diferente de la abundancia y de la diversidad en el caso de los Coleópteros de la hojarasca. Existe un pico de abundancia situado a una distancia del borde comprendida entre 26 y 105 m; la abundancia y la diversidad son más elevadas en el bosque continuo que en un macizo de 100 ha (figura 19.31). La existencia del pico de abundancia puede ser interpretado como la consecuencia de un efecto del borde interior debido a la superposición de especies procedentes del exterior y del interior.

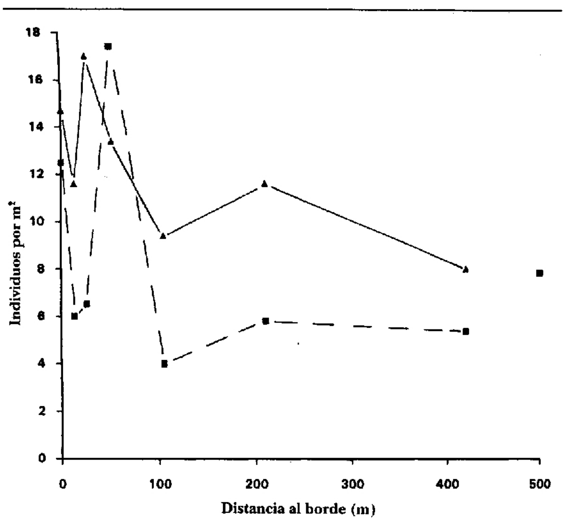


Figura 19.31
Abundancia media por m² de Coleópteros de la hojarasca pertenecientes a tres familias (*Carabidae, Staphylinidae, Scarabaeidae*) en un bosque continuo (triángulos y línea continua) y en un macizo aislado de 100 ha (cuadrados y trazo discontinuo)
El cuadrado situado a la derecha representa la abundancia media en el interior del bosque continuo. Existe un pico de abundancia a una distancia media del borde. Resultados análogos han sido obtenidos para el número de especies (Didham, 1997).

4.2.2. Influencia de la fragmentación sobre distintos taxa

La influencia de la fragmentación de los macizos boscosos varía mucho según las especies y sobre todo en función de su ecología. Algunas están favorecidas, otras desfavorecidas y otras parecen ser indiferentes (tablas 19.4 y 19.5). Una corta de 80 m de largo entre unos fragmentos de bosque puede servir como barrera eficaz para algunos insectos y Mamíferos y hasta para aves. Por consiguiente, las poblaciones aisladas no pueden seguir funcionando como metapoblaciones excepto si los distintos fragmentos de bosque están conectados entre ellos por medio de corredores.

• *La vegetación.* Los cambios que aparecen en primer lugar a nivel de la vegetación son las modificaciones de la tasa de mortalidad y de reclutamiento de los árboles. En las cercanías de los bordes la tasa de mortalidad aumenta y es máxima en el borde de las parcelas de 100 ha; eso se debe a los daños causados por el viento (desecación caída de árboles). El menor reclutamiento se da en las parcelas de 100 ha y el más elevado en aquellas de 10 ha (Rankin-de Mérona *et al.*, 1990). La composición de la vegetación cambia bajo el efecto de borde. Por ejemplo la palmera *Astrocaryum sociale* es notablemente menos común (Kapos *et al.*, 1997). La caída de hojarasca es más importante en una zona de 50 m de profundidad. El metabolismo hídrico está también alterado. En los fragmentos del bosque tropical amazónico una bajada importante de la biomasa aérea se produce sobre todo en una zona de 100 m de largo a partir del borde. Eso se debe a la mortandad de árboles que se incrementa por el microclima desfavorable. Una pérdida de biomasa que alcanza el 36% de la biomasa inicial ha sido registrada durante un periodo de 10 a 17 años después de la fragmentación. Las lianas ganan importancia en las cercanías del borde pero eso no compensa la mortalidad de los árboles. Esta pérdida de biomasa podría ser suficientemente importante para constituir una fuente de CO_2 y actuar sobre la intensidad del efecto invernadero (Laurance *et al.*, 1997).

Las poblaciones aisladas y poco numerosas tienen un polimorfismo genético reducido (*cf.* capítulo 20). La fragmentación y el aislamiento pueden también modificar la estructura genética de los árboles de los bosques tropicales. En la Amazonía, *Symphonia globulifera* es un árbol polinizado por aves, en particular por pájaros mosca; sus semillas son dispersadas por los murciélagos. El estudio mediante marcadores genéticos ha mostrado que la autofecundación es más elevada en los árboles aislados que subsisten en las zonas de-

Especies	Efectos de la fragmentación	Hábitat general y estrato frecuentado	Distancia no franqueada en medio abierto (metros
Apidae			
Euglossa augaspis	+	Abierto-Todos	(–)
Euglossa iopyrrha	–	FP-Todos	100
Eulaema bombiformis	0	FP-Todos	100
Formicidae			
Atta sexdens	–	FP-Sol	(–)
Eciton burchelli	–	-Sol	250
Scarabaeinae			
Canthon triangularis	–	FP-Sol-sb	15
Glaphyrocanthon (4 spp.)	–	Abierto	(–)
Ithomiinae	–	Borde	(–)
Morphinae	+	Todos	(–)
Nymphalinae	+	Todos-	(–)

Tabla 19.4

Efectos de la fragmentación sobre algunos insectos forestales de la región neotropical

+: efecto favorable; –: efecto desfavorable; 0: sin efecto; Abierto: hábitat abierto, no forestal; borde: borde bosque y claros producidos por la caída de árboles; BP: bosque primario no fragmentado, todos: todos los bitats; suelo: especies terrestres; bb: bajo el bosque, bajo el dosel. Los guiones entre paréntesis indican la sencia de información. Himenópteros: Áfidos y Formícidos; Coleópteros: Scarabaeinae; Lepidópteros: Itho nae; Morphiinae; Nymphaliinae.

Especies	Efecto de la fragmentación	Superficie del territorio (ha)	Hábitats	Distancia no franqueada en medi abierto (metros)
Batráceos				
Bufo dapsilis	–	< 0,001	FP; seco; SP; suelo	300
Phyllomedusa tomoptera	O o –	< 0,001	FP; seco; abierto; t	< 1.000
Epipedobates femoralis	O	< 0,001	FP; seco; P; suelo	(–)
Aves				
Formicarius colma	–	< 100	FP; seco; suelo	400
Hylophilus ochraceiceps	–	1,1 a 25	FP; Sub; CAN	250
Mionectes macconnellii	+	1,1 a 25	FP; seco; UND; matas	(–)
Pithys albifrons	–	100 a > 500	FP; seco; matas	300
Deconychura longicauda	–	1,1 a 25	FP; seco; UND	250
Thalurania furcata	O	1,1 a 25	FP; seco; CAN; matas	(–)
Mamíferos				
Alouatta seniculus	+	3 a 26	FP; Trans; CAN; Sub	(–)
Ateles paniscus	–	≅ 300	FP; Trans; CAN	(–)
Didelphis marsupialis	O	5 a 125	FP; seco; suelo;	(–)
Agouti paca	–	≅ 2	FP; seco; suelo; agua	(–)
Caluromys philander	–	1 a 25	borde; seco; FP; Sub; CAN	< 300

Tabla 19.5

Influencia de la fragmentación del bosque tropical de la región neotropical sobre algunos Vertebrados.

BP: bosque primario no fragmentado; sec: bosque secundario; Sp: charca temporal; sol: en el suelo; abie medio abierto no forestal; P: charca permanente; t: charca temporal; Sub: parte inferior del dosel; CAN: dc matorrales: en los matorrales; Trans: bosque de transición; agua: a menudo cerca del agua. Los guiones e paréntesis indican ausencia de datos.

forestadas, transformadas en pastos, que en el bosque, lo que se debe a la modificación del comportamiento de los animales polinizadores. Las semillas que germinan en el bosque provienen en su mayoría de árboles poco numerosos situados en los pastos, lo que crea un efecto de cuello de botella produciendo una disminución de la diversidad genética (Aldrich & Hamrick, 1998).

• *Los insectos.* A pesar de que este grupo de Artrópodos sea el más diversificado, no existen datos precisos más que para un número limitado de especies. Malcom (1997) ha evaluado la biomasa de insectos que viven en 5 hábitats del bosque amazónico: bosque continuo, borde de este bosque, dos fragmentos de 1 y 10 hectáreas y bosque secundario. Se ha demostrado que respecto al bosque continuo, la biomasa de los insectos del sotobosque de los fragmentos del bosque aumenta y que la biomasa de la parte superior del bosque disminuye. Variaciones importantes de la biomasa total existen entre los distintos tipos de bosque con un máximo en el borde del bosque continuo. Las biomasas expresadas en miligramo por captura, por noche y en peso seco para el conjunto de las capturas, son las siguientes:

Bosque secundario	269,8 ± 35,2
Borde	724,7 ± 183,5
Fragmento de una hectárea	232,2 ± 70,7
Bosque continuo	590,1 ± 105,8
Fragmento de 10 hectáreas	329,8 ± 42,1

Las *Euglossa* y las *Eulaema* son verdaderas abejas de la familia Apidae que intervienen en particular en la polinización de las orquídeas. Algunas especies son más abundantes en las pequeñas islas boscosas y también en los medios abiertos, pero la mayoría desaparece de los macizos de menos de cien ha y muchas orquídeas corren el mismo riesgo que los insectos (figura 19.32). Las *Euglossa* son insectos que vuelan bien y que pueden recorrer hasta 23 km/día. Sin embargo estas abejas no pueden atravesar una zona desforestada de más de cien metros de largo, sin duda debido al microclima desfavorable que reina o quizás debido a la predación intensa ejercida por las aves insectívoras que se instalan en el borde. La destrucción del medio forestal produce una disminución de la diversidad de otros Himenópteros polinizadores. En 1972 en un bosque de Costa Rica, 70 especies de Himenópteros visitaban las flores del árbol

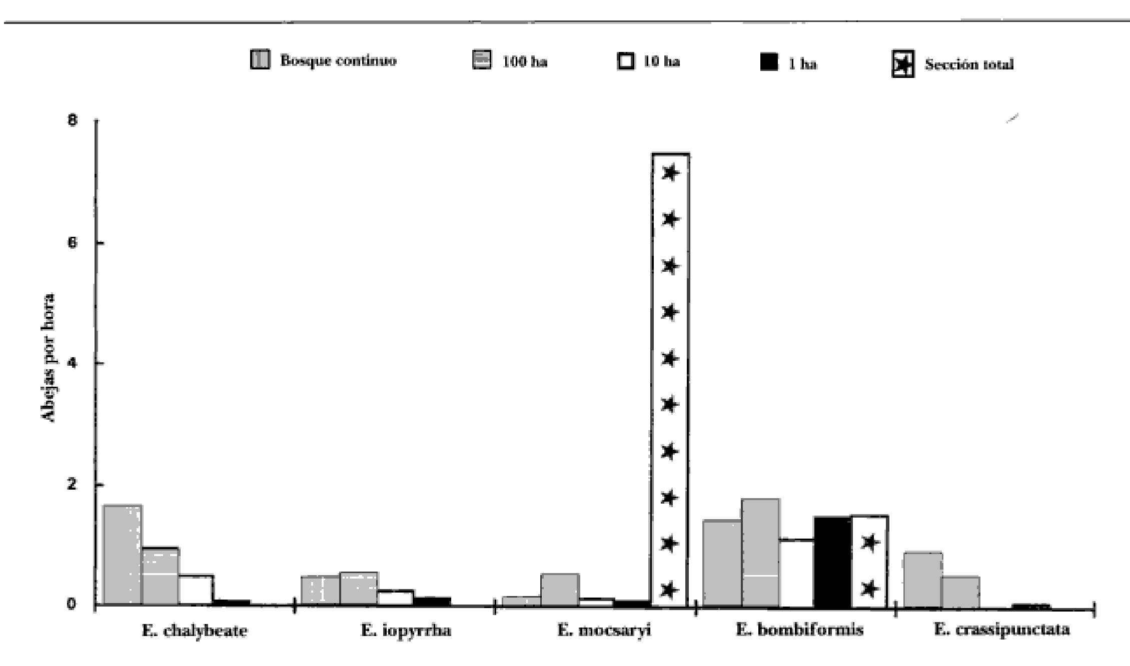


Figura 19.32
Número de machos de 4 especies de *Euglossa* y de *Eulaema bombiformis* observados por hora y por trampa olorosa
Muchas especies desaparecen cuando el bosque se tala totalmente (Lovejoy *et al.*, 1986).

Andira inermis (familia de las Fabáceas). En 1996 sólo se han observado 28 especies sobre el mismo árbol y su abundancia se ha reducido en un 90%. Esto se atribuye a una destrucción parcial del bosque (Frankie *et al.*, 1997).

Las hormigas cazadoras del género *Eciton* son características del Amazona. Una colonia de *Eciton burchelli* requiere alrededor de 30 ha de bosque continuo; no es por tanto sorprendente que esta especie desaparezca en fragmentos de 10 ha. Los cambios de vegetación que están asociados a la fragmentación del bosque afectan a la abundancia y la composición específicas de las hormigas portadoras de hojas del género *Atta* que son muy selectivas en la elección de las plantas que llevan a sus nidos. Las *Atta* desaparecen si no encuentran suficientes plantas y agua en fragmentos de bosques demasiado pequeños (Vasconcelos, 1988).

Las termitas son menos ricas en especies en los fragmentos de bosque de pequeña superficie donde se encuentran preferentemente especies consumidoras de hojarasca y resistentes a la desecación, que en el bosque intacto donde predominan las especies con tegumento blando que consumen hojarasca del suelo y son sensibles a la desecación (Souza & Brown 1994).

Más de 1.000 especie de Coleópteros viven en la hojarasca de una parcela cualquiera de bosque intacto en el Amazonas. De éstas, 300 especies pertenecen a las familias de los Carábidos, Estafilínidos y Escarabeidos y el 70% de ellas son raras y a menudo representadas por un solo ejemplar en las muestras. Seis especies forman el 30% del número total de ejemplares. En los fragmentos de bosque de pequeña superficie la descomposición de la hojarasca está reducida a la tercera parte en comparación con el bosque intacto, lo que es debido a la pérdida de algunos insectos, Coleópteros pero también hormigas y termitas consumidoras de hojarasca. Un resultado del estudio de Didham es que casi todas las especies de bosques intactos son raras o están ausentes de los fragmentos de bosque de 100 ha. Esto sugiere que los fragmentos de dicha superficie son insuficientes para la conservación de la fauna. Parece necesaria una superficie de 500 a 1000 ha para la conservación de los invertebrados terrestres forestales.

Un estudio de la estructura trófica de poblaciones de Coleópteros de la hojarasca ha sido realizado después de la fragmentación del bosque (Didhan *et al.*, 1998). En las parcelas experimentales la abundancia de los coleópteros aumenta en las cercanías del borde, lo que ocurre para la mayoría de los Invertebrados (Didham, 1997). Un cambio en la composición específica produce un aumento de la importancia relativa de especies predadoras en contacto con el borde y un aumento de especies xilófagas hacia el centro del bosque. Otros estudios concluyen igualmente un aumento de la importancia de las especies predadoras en las cercanías del borde. Esto parece contradictorio con la teoría que admite que las especies que pertenecen a un nivel trófico superior son más vulnerables a las perturbaciones, en particular aquellas que se encuentran en los hábitats de pequeñas superficies. Las modificaciones de la estructura de la población deben tener una acción sobre el funcionamiento del ecosistema.

Los escarabajos peloteros de la subfamilia Scarabaeinae son unos buenos indicadores de las perturbaciones del medio forestal (*cf.* figura 19.29). Sus poblaciones son siete veces menos numerosas en una parcela de 1 ha que en el bosque continuo, esto es importante para el funcionamiento del ecosistema porque los excrementos que estos insectos utilizan para anidar no son ni enterrados ni reciclados.

El número de especies de mariposas es a menudo más alto en los fragmentos de bosque que en el bosque continuo, los hábitats perturbados poseen más especies que los hábitats no perturbados (Lovejoe *et al.*, 1986; Wood & Gillman, 1998). El efecto de las superficies de las islas forestales sobre las mariposas es mucho menor de lo que está previsto por la teoría de la biogeografía insular que admite aproximadamente la duplicación del número de especies cuando la superficie aumenta diez veces (*cf.* capitulo 13). En el caso más favorable, que es el de las especies de la familia Lycaenidae, se nota un aumento del 25 al 50 % del número de especies cuando la superficie se multiplica por diez. Además de la superficie, la heterogeneidad del medio (diversidad física, diversidad de plantas huéspedes, diversidad de las hormigas con las que las distintas especies de Lycaenidae mantienen relaciones de mutualismo, etc.), es el factor más importante en la determinación de la diversidad especifica de los insectos fitófagos. Para albergar número elevado de especies de

mariposas una reserva debe ser suficientemente amplia (100-1.000 ha), para presentar un cierto número de claros de 0.02 a 0.1 ha producidos por la caída de los árboles y también para poder resistir las consecuencias desfavorables del efecto de borde (Brown & Hutchings, 1997).

Las mariposas del borde y del dosel que buscan medios iluminados, aumentan en abundancia con la fragmentación del bosque. Las especies del sotobosque adaptadas a una baja luminosidad se vuelve menos abundantes. Las especies invasoras del medio abierto pueden penetrar hasta 300 m del borde. Las especies del bosque primitivo no subsisten nada más que en las reservas de superficie superior a 10 ha.

• *Los vertebrados.* Los anfibios Anuros de la Amazona son sensibles a la fragmentación del bosque que no favorece a ninguna especie. Algunas especies del interior como *Bufo dapsilis* se ven afectadas negativamente; son incapaces de atravesar las zonas estrechas sin bosque y no pueden encontrar las pequeñas charcas y los pequeños riachuelos donde realizar la puesta de sus huevos. Otras, como *Epipedobates femoralis*, se ven relativamente poco afectadas porque pueden utilizar hábitat secundarios y atravesar las zonas de pasto relativamente amplias de varios cientos de metros.

El comportamiento de las aves es variable. Se puede constatar un aumento de su abundancia debido a la llegada de especies del exterior (figura 19.33). La disminución de abundancia de las aves reduce la dispersión de las semillas, la polinización y modifica la estructura de las poblaciones de insectos. El ejemplo más típico es el de especies como *Pithys albifrons* (familia Formicariidae) que siguen las colonias de caza de los *Eciton* para comer a los insectos que son desalojados por las hormigas. Estas aves subsisten solamente en los fragmentos de bosque con al menos 100 ha y pueden albergar 2 o 3 colonias de *Eciton*. Las aves insectívoras que viven en bandadas de una decena de especies como *Deconychura longicauda* (familia Dendrocolaptidae) tienen un territorio que puede alcanzar 12 a 14 ha. Una zona deforestada de 80 m de largo puede afectar los desplazamientos de la bandada de aves.

Los efectos de la fragmentación del bosque sobre los Primates son variables. El mono aullador, *Ateles paniscus*, cuyos grupos campean grandes superficies de más de 200 ha desaparece en las reservas de 100 ha o menos. El tamarindo *Saguinus midas*, con régimen parcialmente insectívoro, parece favorecido por el efecto de borde que aumenta el número de insectos disponibles. Los grandes Mamíferos tales como los jaguares, pacas y pécaris desaparecen de las reservas más pequeñas. Los pécaris dejan de escarbar depresiones en el suelo del bosque, las charcas temporales desaparecen y con ellas las ranas del género *Phyllomedusa* cuyos renacuajos se desarrollan en esas charcas.

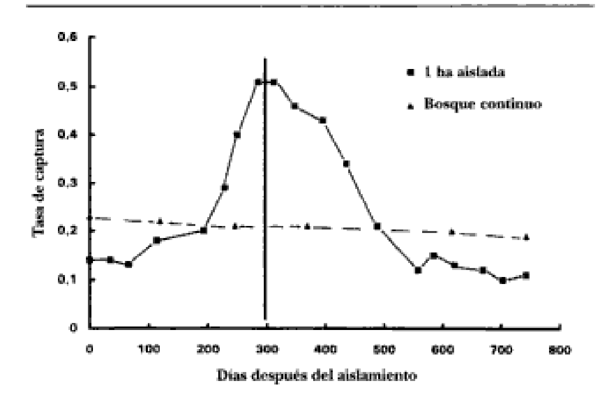


Figura 19.33
Tasa de captura de las aves por red y por hora, en el bosque continuo y en una parcela de 1 ha aislada a tiempo cero

El proceso de aislamiento es un fenómeno que termina hacia el día 300 (línea vertical). La tasa de captura aumenta considerablemente hasta el día 300, lo que revela un aumento de la actividad de las aves y de su número; luego disminuye y se estabiliza a un nivel inferior al del bosque continuo (según Bierregaard *et al.*, 1992).

Algunas previsiones han podido ser realizadas sobre la evolución ulterior de la fauna. Los ácaros predadores que atacan las larvas de los Dípteros y que son diseminados por los escarabajos peloteros se vuelven raros; los Nemátodos y otros parásitos de Mamíferos no serán eliminados por los escarabajos peloteros cuando estos entierren las bolas de excremento o los cadáveres; un aumento de la frecuencia de las enfermedades parasitarias de los Vertebrados será la consecuencia de todas estas modificaciones. La conclusión de estos estudios es clara: el bosque amazónico fragmentado en muchos pequeños elementos no será nada más que un esqueleto del bosque primitivo. Podemos prever que cuando la superficie de

este bosque se vea demasiado reducida, la pluviosidad se verá reducida en una cuarta parte o más, lo que provocará cambios irreversibles marcados por una sequía creciente que puede extenderse más allá de los límites del bosque primitivo (Selati & Vose, 1984). En costa de Marfil, la sustitución del bosque por cultivos ha reducido la evapotranspiración del 60 al 35% y al mismo tiempo la escorrentía se ha multiplicado por ocho. Algunas regiones que eran antes favorables para el cultivo del coco están hoy día abandonadas debido a la insuficiencia de lluvia y humedad, al aumento de la longitud del periodo seco y a la bajada del nivel del freático (Myers, 1983).

Referencias

ALDRICH, P. R. & HAMRICK, J. L., 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science,* **281,** pp. 103-105.

ANDERSON, N. H. & SEDELL, J. R., 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.,* **24,** pp. 351-377.

ARNOLD, R. A., 1983. Ecological studies of six endangered butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae): island biogeography, patch dynamics, and the design of habitat preserves. *Univ. California Publ. Entomology,* **99,** pp. 1-161.

BAKER, W. L., 1989. Landscape ecology and nature reserve design in the Boundary Water Canoe Area, Minnesota. *Ecology,* **70,** pp. 23-25.

BENGTSSON, J., 1991. Interspecific competition in metapopulations. *Biol. J. Lin. Soc.,* **42,** pp. 219-237.

BIGOT, L. & GAUTIER, G., 1982. La communauté des arthropodes des rives de l'Ouvèze (Vaucluse). *Ecologia mediterranea,* **8,** pp. 11-36.

BLEUTEN, W., 1989. Minimum spatial dimensions of forests from point of view of wood production and natural preservation. *Ekologia* (CSSR), **8,** pp. 375-386.

BOURNÉRIAS, M., 1973. Influence des landes oligotrophes sur les groupements végétaux contigus. Leurs conséquences quant à la conservation des biotopes et des biocénoses rares ou relictuels. Colloques phytosociologiques, **II,** pp. 201-210.

BOURNÉRIAS, M., 1979. *Guide des groupements végétaux de la région parisienne.* Masson, Paris.

BRAUN, S. & FLUCKIGER, W., 1984. Increased population of the aphid *Aphis pomi* at a motorway. Part 2. The effects of drought and deicing salt. *Environ. Pollution,* ser. A, **36,** pp. 261-270.

BRAUN, S. & FLUCKIGER, W., 1985. *Idem,* Part 3. The effect of exhaust gases. *Environ. Pollution,* ser. A, **39,** pp. 183-192.

BROWN, J. H., 1971. Mammals on mountaintops. Non equilibrium insular biogeography. *Amer. Nat.,* **105,** pp. 465-478.

BUREL, F. & BAUDRY, J., 1990. Hedgerow networks as habitats for forest species: implications for colonizing abandones agricultural lands. En: R. G. H. Bunce & D. C. Howard (eds.), *Species dispersal in agricultural habitats,* pp. 238-255. Belhaven Press, London.

BUREL, F. *et al.,* 1993. Landscape structure and the control of water runoff, pp. 41-47. En: R. G. H. Bunce *et al., l. c.*

CARLQUIST, S., 1974. *Island biology.* Columbia Univ. Press, New York.

CHAMBOM, J. P., 1973. Contribution à l'étiologie de la récente pullulation de *Cnephasia pumicana* Zell. (Lep. Tortricidae) à la suite de l'extension des cultures céréalières dans le Gâtinais. *Ann. Zool. Ecol. Anim.,* **5,** pp. 207-230.

CHAMBON, J. P., 1993. La mortalité des insectes liée à la circulation automobile. *Cahiers de l'OPIE,* **88,** pp. 2-4.

CHAUBET, B., 1992. Diversité écologique, aménagement des agroécosystèmes et favorisation des ennemis naturels des ravageurs: cas des aphidiphages. *Courrier cellule environnement INRA,* **18,** pp. 45-63.

CLEMENTS, F. C., 1905. *Research methods in ecology.* Univ. Publishing Co., Lincoln, Nebraska.

COSSON, R. P. & METAYER, C., 1993. Étude de la contamination des flamants de Camargue par quelques éléments traces: Cd, Cu, Hg, Pb, Se et Zn. *Bull. Écol.,* **24,** pp. 17-30.

DAJOZ, R., 1992. Les Coléoptères Carabidae d'une région cultivée à Mandres-les-Roses (Val-de-Marne). *Cahiers des Naturalistes,* **48,** pp. 67-78.

DAJOZ, R., 2001. *Entomología forestal. Los insectos y el bosque.* Mundi-Prensa, Madrid.

DAYTON, P. K. *et al.,* 1984. Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecol. Monogr.,* **54,** pp. 253-289.

DEMPSTER, J. P., 1991. Fragmentation, isolation and mobility of insect populations. En: N. M. Collins & J. A. Thomas, *The conservation of insects and their habitats,* pp. 143-153. Academic Press, London.

DÍAZ, M. *et al.,* 1999. Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of an habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus:* a test of hypotheses. *Acta Oecologica,* **20,** pp. 39-49.

DI CASTRI, F. *et al.,* 1988. A new look at ecotones. *Biology international,* special issue, 162 pp.

DIDHAM, R. K., 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. En: A. Watt *et al.* (eds.), *Forest and insects,* pp. 303-320. Chapman & Hall, London.